Wachstum und Abnutzung des Vogelschnabels

Mit 44 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt
von der Philosophischen Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Manfred Lüdicke
aus Berlin

Tag der mündlichen Prüfung: 15. Dez. 1932

Tag der Promotion: 12. Juli 1933

1933

525

Wachstum und Abnutzung des Vogelschnabels

Mit 44 Abbildungen im Text

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt
von der Philosophischen Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Manfred Lüdicke
aus Berlin

Tag der mündlichen Prüfung: 15. Dez. 1932

Tag der Promotion: 12. Juli 1933

1933

Referenten: Prof. Dr. Richard Hesse
Prof. Dr. Carl Zimmer

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 57. Abt. f. Anatomie. 1933.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und R. Hesse in Berlin.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 466
Literaturbesprechung 466
Material und Methode 468
Geschwindigkeit und Strömung des Schnabelhornes 470
Geschwindigkeit des Hornvorschubes 470
Tuschemarkenversuch am Kanarienvogel 471
„ an *Columba* 472
„ an *Dryobates maior* (L.) 473
Strömung des Hornes 474
Tuschemarkenversuch am Kanarienvogel 475
Tuscheeinschnittversuch am Kanarienvogel 475
„ am Prachtfinkweibchen 476
Der histologische Aufbau des erwachsenen Vogelschnabels 478
Die Schnabelbasis 481
Die Schnabelmitte 489
Die Schnabelspitze (unter besonderer Berücksichtigung des Spechtschnabels) 502
Die Embryologie des Schnabels an Hand von Entwicklungsstadien vom Kanarienvogel 517
Die Embryologie des Schnabels an Hand von Entwicklungsstadien von *Turdus merula* L. 520
Die Embryologie des Schnabels an Hand von Entwicklungsstadien von Spechten 526
Operationsversuch am Unterschnabel 529
Zusammenfassung 531
Literaturverzeichnis 533
Erklärungen der Abkürzungen 533

Einleitung.

In der nachfolgenden Arbeit war es meine Aufgabe, den Vogelschnabel funktionell-anatomisch zu untersuchen. Ich legte daher besonderen Wert darauf, die mechanische Beanspruchung des Schnabels im Vergleich mit seiner histologischen Differenzierung zu ergründen. Im 1. Teil meiner Arbeit stellte ich die Art und die Schnelligkeit des Wachstums mit Hilfe von Tuschemarkenversuchen fest. Im 2. Teil untersuchte ich den Aufbau des erwachsenen Vogelschnabels. Dieses erreichte ich einerseits durch Maceration, andererseits und zwar hauptsächlich durch Schnittpräparate. Im 4. Teil meiner Arbeit verfolgte ich die Entwicklung des embryonalen Vogelschnabels unter eingehender Berücksichtigung des Eizahnes. Im letzten Teil endlich versuchte ich durch Operation des Unterschnabels die Abnutzung der Oberschnabelspitze teilweise zu verhindern. Durch den positiven Ausfall der Versuche glaube ich, einen weiteren Beweis meiner Annahmen über Wachstum und Abnutzung des Vogelschnabels erbracht zu haben.

Wenn ich ferner in meiner Arbeit in der Hauptsache die Schnäbel unserer einheimischen Vögel behandelte, so lag dies an der Materialbeschaffung. Ich konnte aber unter diesen recht verschieden gebauten Schnäbeln weitgehende Homologien feststellen, so daß ich auf Grund dieser relativ wenigen Einzeluntersuchungen ein klares Bild von dem Wachstum und der Abnutzung des Vogelschnabels gewinnen konnte.

Besondere Beachtung fand der Spechtschnabel. Trotz seiner starken Beanspruchung bleibt er immer scharf. Es galt hier, dieses Problem des steten Scharfbleibens der Schnabelspitze zu erklären. Es standen zu diesem Zwecke auch ausländische Spechte zu meiner Verfügung.

Ferner habe ich die angenehme Verpflichtung, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Richard Hesse für die wertvolle Unterstützung und Förderung bei meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Erwin Stresemann für die freundliche Zustellung des Spechtmaterials.

Literaturbesprechung.

Da das Schneiden der Hornscheide des Vogelschnabels doch ernsthafte Schwierigkeiten macht, finden wir sehr wenige Arbeiten, die sich mit dem histologischen Aufbau des erwachsenen Schnabels befassen. Entweder sind Vögel mit verhältnismäßig weichem Schnabel

untersucht worden, wie z. B. von M. Clara: „Über den Bau des Schnabels der Waldschnepfe", oder aber der Verfasser befaßt sich auch mit härteren Schnäbeln, beschreibt diese aber fast ausschließlich in ihrer äußeren Form. Diese Art der Behandlung finden wir z. B. bei H. v. Boetticher: „Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Phylogenie des hornigen Vogelschnabelüberzuges". Clara's Arbeit befaßt sich nur zu einem geringen Teil mit dem histologischen Bau des Schnabelhornes. Er beschreibt zwar die Form der Keimschichtzellen, konnte aber den zellulären Aufbau des Hornes nicht erkennen. Im Vergleich zu Krause, der die Zellen der Hornschicht des Taubenschnabels deutlich unterscheiden konnte, schreibt Clara: „Demgegenüber muß ich bemerken, daß mir im Schnepfenschnabel eine so deutliche Abgrenzung der Hornzellen nicht gelingen wollte. Die Hornschicht erscheint hier vielmehr homogen, nur die Färbung dieser Schicht erscheint an dünnen Schnitten ungleichmäßig, wie marmoriert." Bei einer Färbung mit Säurealizarin-Azan heben sich aber auch die Hornzellen des Schnepfenschnabels deutlich hervor. Über Wachstum und Abnutzung des Schnepfenschnabels finden wir also auch bei Clara nichts. Was nun die Arbeit v. Boetticher's betrifft, so möchte ich dazu bemerken, daß ich bei den von mir untersuchten Vögeln einen ziemlich einheitlichen Bau des Vogelschnabels beobachten konnte, und zwar nicht so sehr in der äußeren Form, als in der inneren Ausbildung der Keimschicht. Obwohl die Beanspruchung der einzelnen Schnäbel recht verschieden ist, bleibt bei den von mir untersuchten Vögeln der innere Aufbau der Keimschicht im Prinzip doch der gleiche. Die Strukturen, bzw. Felder, wie sie v. Boetticher z. B. am Spechtschnabel feststellte, sind nur äußerlich und größtenteils durch die Abnutzung bestimmt. Sie entsprechen nicht der Ausbildung der darunterliegenden Keimschicht. Bei einer phylogenetischen Betrachtungsweise, wie sie gerade der Verfasser anstrebt, muß meines Erachtens auch die Ausbildung der Keimschicht in Betracht gezogen werden. Funktionell-anatomisch hat v. Boetticher nicht gearbeitet.

Anmerkungen über die histologische Beschaffenheit der Hornscheide finden wir ferner bei einigen Autoren, die über die Nervenendapparate im Vogelschnabel gearbeitet haben (Leydig, 1868; Hesse, 1878; Botezat, 1906).

Weit mehr ist über die Entwicklung des Vogelschnabels gearbeitet worden. Es sind hier folgende Arbeiten zu erwähnen: Gardiner, 1885; Röse, 1892; Carlsson, 1896; Tjeenk Willink, 1900; Ihde 1912. Sie befassen sich größtenteils mit der Bildung der so-

genannten „Zahnanlagen“ der Vögel. Ob diese Leisten von den Zahnleisten und Lippenleisten der ausgestorbenen Sauropsiden phylogenetisch herleitbar sind, also ihnen auch homolog sind, hat mich nicht beschäftigt. Mir lag beim Studium des embryonalen Vogelschnabels lediglich daran, nachzuweisen, in welcher Beziehung diese Leisten ausschlaggebend für das Wachstum und die Abnutzung des Vogelschnabels sind. Nur bei TJEENK WILLINK fand ich Anmerkungen, die etwas über die Funktion der Leisten aussagten. Ich werde diese auch an der entsprechenden Stelle meiner Arbeit erwähnen. GARDINER befaßt sich außerdem noch eingehend mit der Beschreibung des Epitrichiums.

Material und Methode.

Es wurden von mir untersucht:

Nycticorax nycticorax (L.) juv. Nachtreiher
Accipiter nisus (L.) Sperber
Haliaetus albicilla (L.) Seeadler
Apus apus (L.) Mauersegler
Picus viridis L. juv. Grünspecht
Dryobates maior (L.) Großer Buntspecht
Dryocopus martius (L.) Schwarzspecht
Phylloscopus collybita (VIEILL.) Weidenlaubsänger
Turdus philomelos BREHM Singdrossel
Turdus merula L. juv. Schwarzdrossel
Erithacus rubecula (L.) Rotkehlchen
Bombycilla garrula (L.) Seidenschwanz
Parus ater L. Tannenmeise
Anthus trivialis (L.) Baumpieper
Carduelis linaria (L.) Birkenzeisig
Fringilla coelebs L. Buchfink
Passer domesticus (L.) Haussperling
Sturnus vulgaris L. Star.

Ferner an ausländischen Spechten:

Calolophus miniatus
Chrysoptelus melanochloris
Leuconerpes candidus
Picus superciliaris

außerdem

Kanarienvogel
Haustaube

Die Spechte stammten aus der Sammlung des Zoologischen Museums zu Berlin, während ich die anderen Vögel zum größten Teil von der Vogelwarte Rossitten erhielt. Die ausländischen Spechte waren in Alkohol fixiert. Das übrige Material fixierte ich in 8 % Formol oder in BOUIN'schem Gemisch. Aus der Fixierungsflüssigkeit wurden die Objekte über 70 % Alkohol in 90 % überführt. Hierin wurden die Schnäbel etwa 2—5 Stunden gehärtet, um dann über 70 % und 40 % Alkohol direkt in Diaphanol gebracht zu werden. Ich verwandte das Diaphanol nach Prof. ERICH SCHMIDT von der Firma ERNST LEITZ, Berlin. Ich habe verschiedene andere Erweichungsverfahren versucht, wie sie z. B. DRAHN vorschlägt.

DRAHN gibt drei Wege an:

I. Wässerige Chlordioxydlösung 10 Teile + 1 Teil 25 % offizinelle Salpetersäure.

II. Reine konz. Schwefelsäure 1 Teil + wässerige Chlordioxydlösung 10 Teile.

III. Wässerige Chlordioxydlösung 10 ccm + 0,75 g Oxalsäure. (Nur für weichere Hornarten geeignet.)

Bei meinen Versuchen konnte ich feststellen, daß Zusatz von Salpetersäure auf die Hornzellen leicht macerierend wirkt, so daß ihre Lage, auf die es mir gerade ankam, oft schwer zu erkennen war. Ferner ist für alle drei Verfahren das Schneiden auf dem Gefriermikrotom erforderlich. Dieses macht aber bei großen Objekten, wie es Medianschnitte von Schnäbeln sind, größere Schwierigkeiten als bei Paraffineinbettung. Auch die Gasentwicklung (CO_2), wie sie nun einmal bei Chlordioxyd in Verbindung mit Horn auftritt, ist hier genau wie bei dem Diaphanol vorhanden. Drahn gibt außerdem ein Natriumsulfid-Natriumsulfatverfahren an. Dieses scheint mir z. B. für Pigmentuntersuchungen geeignet. Es ist aber auch hier das Schneiden auf dem Gefriermikrotom erforderlich. Ferner ist zu beachten, daß zwischen dem Horn der Säugetiere, an dem Drahn wohl in der Hauptsache seine Erfahrungen sammelte, und dem Horn der Vögel Unterschiede bestehen. Konnte ich doch schon bei den verschiedenen Schnäbeln ein verschiedenes Verhalten gegenüber Diaphanol feststellen. So zeigte z. B. der Taubenschnabel auch bei wochenlanger Einwirkung des Diaphanols keine Blasenbildung, während ich diese bei allen anderen Schnäbeln mehr oder weniger immer beobachten konnte. Die Gasbläschen kann man nun nach Romeis durch entsprechendes Anstechen entweichen lassen. Ich selbst verfuhr etwas anders. Ich ließ die Objekte in einem gut verschlossenen Pulvergläschen solange in Diaphanol, bis sie fast pigmentlos waren, und sich gerade Gasbläschen zu bilden anfingen. Dieser Augenblick zwischen Entpigmentierung und Gasentwicklung muß möglichst gut abgepaßt werden. Es werden dann die Objekte sofort in 63 % Alkohol überführt. Hierin bleiben sie solange, bis alles Diaphanol aus ihnen entwichen ist. Von 63 % Alkohol kommen sie über 93 % und abs. Alkohol in Methylbenzoat. Etwaige Gasbläschen wurden auf dieser Stufe durch Evakuieren entfernt. Die Objekte müssen in Methylbenzoat untersinken. Erst dann bringt man sie noch durch 2—3 weitere Stufen von Methylbenzoat-Zelloidin (1 g getrocknetes Zelloidin in 100 ccm Methylbenzoat). Von Methylbenzoat-Zelloidin kommen die Präparate dann über Methylbenzoat-Paraffin in Paraffin (1 Teil vom Schmelzpunkt 45° + 5 bis 6 Teile vom Schmelzpunkt 58°). Sehr gute Ergebnisse erhielt ich ferner auch mit der

Zelloidin-Paraffineinbettung nach ROMEIS. Es wurden Schnitte von 5, 10, 15 und 20 μ angefertigt. In den meisten Fällen gelingen Schnitte von 10—15 μ. Trotzdem möchte ich an dieser Stelle ausdrücklich betonen, daß das Schneiden des Hornes noch mit Schwierigkeiten verbunden ist, die nur durch Kunstgriffe je nach der Beschaffenheit der einzelnen Objekte überwunden werden können. So nahm ich z. B. bei der Herstellung von Querschnitten die eine Kante des Schnabels fort, damit das Messer eine bessere Angriffsfläche erhielt. Überhaupt ist die Lage des Objektes zum Messer für das Gelingen der Schnitte von größter Bedeutung.

Gefärbt wurden die Schnitte mit Hämalaun-Eosin und Säurealizarin-Azan. Um ein genaues Maß für das Stadium der Entwicklung einiger Embryonen zu haben, wurde der Abstand zwischen Schnabelspitze und Mundwinkel bzw. Schnabelbasis gemessen. Für die Längenmessungen des Schnabels wurde fast immer der wirkliche Abstand zwischen Spitze und Basis, nicht die Luftlinie angegeben. Einige notwendige Einzelangaben über die Arbeitsmethode sind außerdem an den betreffenden Stellen im Text zu finden.

Geschwindigkeit und Strömung des Schnabelhornes.

Um die Geschwindigkeit des Wachstums festzustellen, wurde der Oberschnabel eines Kanarienweibchens mit einer feinen Nadel eingeritzt und mit Querstrichen versehen. Die eingeritzten Querstriche wurden dann mit Pelikan-Ausziehtusche nachgezogen. An Hand von Photos, die ich vom Oberschnabel herstellte, wurde die Geschwindigkeit des Hornvorschubs berechnet (Fig. 1).

Es betrug der Abstand von der Schnabelspitze:

	1. Tuschemarke	2. Tuschemarke
am 16./7. 1931	3,18 mm	5,9 mm
am 30./7. 1931	2,0 mm	4,8 mm
am 19./8. 1931	0,54 mm	3,3 mm
am 21./9. 1931		0,83 mm

Diese Werte wurden in ein Kurvenblatt (Fig. 2) eingezeichnet. Auf der Y-Koordinate ist der Abstand von der Schnabelspitze, auf der X-Koordinate sind die Tage abgetragen. Wie wir auch aus den Photos ersehen können, ist das Wachstum gleichmäßig vorwärtsgeschritten. Am 16./7. 1931 beträgt der Abstand 5,9 mm von der Schnabelspitze, am 21./9. 1931 beträgt er nur noch 0,83 mm. Also ist die Tuschemarke in 67 Tagen um 5,07 mm vorgerückt. Pro Tag schiebt sich das Horn demnach um

$$\frac{5{,}07 \text{ mm}}{67 \text{ Tg.}} = 0{,}076 \text{ mm/Tg.}$$

vorwärts. Für den ersten Strich gilt ebenso

$$\frac{3{,}18 - 0{,}54 \text{ mm}}{34 \text{ Tg.}} = 0{,}078 \text{ mm/Tg.}$$

Aus der Kurve konnte ich dann im voraus bestimmen, zu welcher Zeit die Tuschemarke vom Schnabel abgewandert sein mußte.

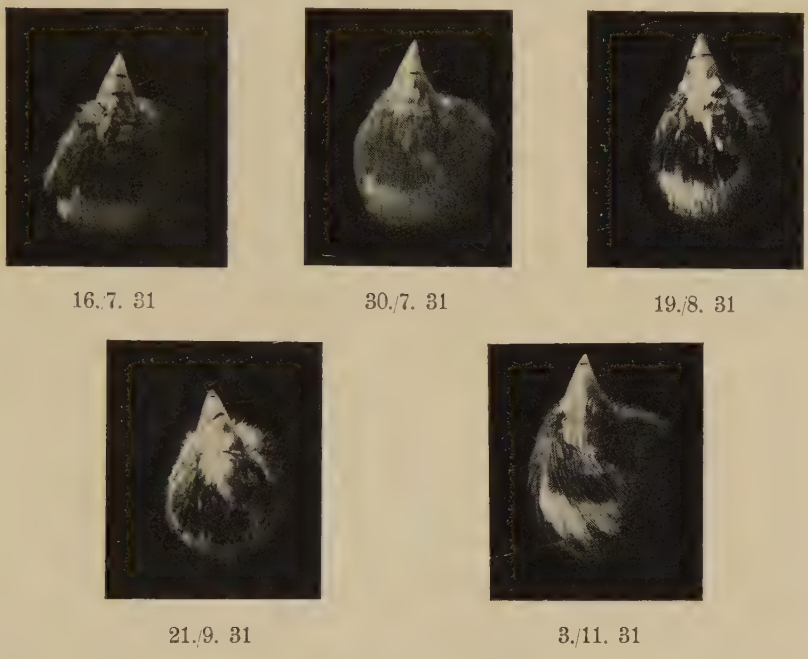


Fig. 1. Wanderung der Tuschemarken auf dem Schnabel eines Kanarienvogels während der Versuchsdauer vom 16./7. 1931 bis zum 3./11. 1931.

Auf der Aufnahme vom 21./9. 1931 ist der zweite Tuschestrich (vgl. Fig. 1) V-artig gezeichnet. Dieses hat folgende Ursache. Man kann nämlich am Schnabel Strukturen beobachten, die entweder parallel zur Schnabelfirste verlaufen oder aber die, wie diese nachgezogene, sich in der angegebenen Weise quer über den Schnabel erstrecken. Da die Schnabelwurzel einen ganz ähnlichen Verlauf beschreibt, und diese Strukturen vorwiegend an der Schnabelwurzel auftreten, scheint mir ihre Bildung auf kleine Ungleichmäßigkeiten in der Hornbildung zurückzuführen zu sein. Irgendwelche Hemmungen im Hornvorschub konnte ich hierbei nicht feststellen. Wie

die Aufnahme vom 3./11. 1931 zeigt, ist auch diese Tuschemarke mit der gleichen Geschwindigkeit auf dem Schnabel nach vorn gewandert. Der Abstand von der Schnabelspitze betrug

am 21./9. 1931	4,57 mm
am 3./11. 1931	1,32 mm

Es gilt also

$$\frac{4{,}57-1{,}32\text{ mm}}{43\text{ Tg.}} = \frac{3{,}25}{43} = 0{,}076\text{ mm/Tg.}$$

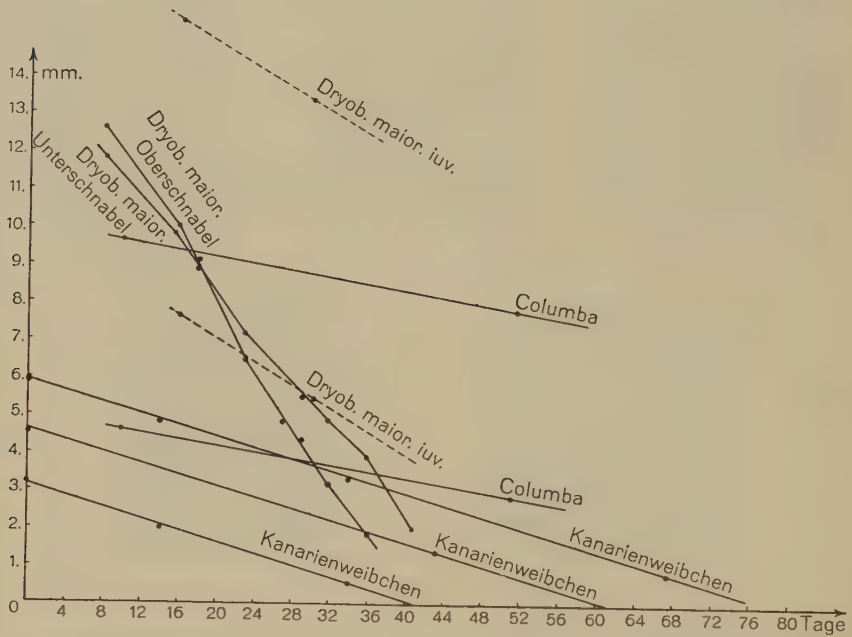


Fig. 2. Wachstumskurve des Schnabels von der Taube, vom Kanarienvogel, von *Dryobates maior*.

Zum weiteren Vergleich machte ich dann dieselben Versuche am Oberschnabel einer Taube.

Ich beobachtete das Wachstum mehrere Wochen hindurch. Auf dem nebenstehenden Kurvenblatt gebe ich einen Teil des Wachstumsverlaufs wieder. Zur Kontrolle wurde der Abstand der Tuschemarken jeden Tag gemessen. Auf einem Papierstreifen, den ich an den Schnabel anlegte, wurde der jeweilige Stand der Tuschemarken eingezeichnet und von dort auf das Millimeterpapier übertragen. Als Maß ist also nicht die Luftlinie, sondern der wirkliche

Bogen der Schnabelfirste genommen. Der Abstand von der Schnabelspitze betrug

	2. Strich	1. Strich
am 23./9. 1931	9,6 mm	4,6 mm
am 3./11. 1931	7,7 mm	2,8 mm

In 41 Tagen ist demnach der 1. Strich um 1,8 mm, der 2. Strich um 1,9 mm nach vorn gewandert. Das bedeutet aber einen Vorschub von 0,045 mm pro Tag. Wir sehen also, daß das Wachstum des Taubenschnabels viel langsamer erfolgt, als das Wachstum des Kanarienschnabels. Der Hornvorschub erscheint uns also als eine Funktion der Abnutzung. Die Taube schluckt ihre Nahrung ohne jegliche vorherige Bearbeitung ganz herunter. Erst im Kropf wird diese erweicht. Der Finkenschnabel wird dagegen in weit höherem Maße bei der Nahrungsaufnahme beansprucht. Hier wird die Nahrung erst mit Hilfe des Schnabels gespalten und entschält.

Einen weiteren sehr schönen Beweis für diese Annahme lieferte mir der gleiche Versuch am Spechtschnabel. Ich versah den Oberschnabel eines *Dryobates maior* (L.), der am 8./6. ausgeflogen war, am 2./7. mit Tuschemarken.

Die Daten hierfür sind folgende:

	von der Spitze			von der Basis	
	1. Strich	2. Strich	Schnabellänge	1. Strich	2. Strich
2./7. 1932	7,6 mm	15,4 mm	27,0 mm	19,4 mm	11,6 mm
12./7. 1932	5,4 mm	13,3 mm	28,1 mm	22,7 mm	14,8 mm

Zunächst ist daraus zu ersehen, daß der Schnabel noch 25 Tage nach dem Flüggewerden wächst. In den 10 Tagen der Versuchsdauer verlängerte er sich um 1,1 mm. Aus den Daten erkennt man aber, daß das Wachstum an der Schnabelbasis erfolgt ist, und zwar hinter der zweiten Tuschemarke. Denn von der Spitze gerechnet ist der 2. Strich um 2,1 mm vorwärts gewandert, von der Basis gemessen ist er dagegen um 3,2 mm nach vorn verschoben. Die Differenz 3,2—2,1 mm ist aber gerade so groß, wie die Differenz zwischen den Schnabellängen, nämlich 28,1—27,0 mm = 1,1 mm. Das Gleiche gilt für den 1. Strich. Für die Geschwindigkeit des Wachstums erhält man dann den Wert von 0,22 mm pro Tag. Dies ist das 5fache des Taubenschnabel- und das 3fache des Kanarienschnabelvorschubs (vgl. Fig. 2). Die Ursache dafür ist in der starken Beanspruchung zu suchen.

Frischflügge Junge von *Dryobates maior* (L.) haben noch eine abgerundete Schnabelspitze. Erst allmählich bekommt der Schnabel

meißelartiges Aussehen. So ist auch diese oben für den Specht angegebene Geschwindigkeit des Hornvorschubs noch nicht die endgültige. An demselben Specht wiederholte ich die Tuschemarkenversuche im September desselben Jahres und erhielt einen bedeutend stärkeren Hornvorschub. Wie wir aus der Kurve (Fig. 2) ersehen, ist die Tuschemarke des Oberschnabels in 28 Tagen um 10,75 mm, die des Unterschnabels in 33 Tagen um 10 mm zur Schnabelspitze gewandert. Dieses bedeutet aber für den Oberschnabel einen täglichen Hornvorschub von 0,38 mm, für den Unterschnabel einen solchen von 0,3 mm. Die Tuschemarke des Unterschnabels ist etwas langsamer nach vorn gewandert. Dieser letzte Versuch scheint mir einen treffenden Beweis dafür zu liefern, daß die Geschwindigkeit des Hornvorschubes im wesentlichen von der Beanspruchung des Schnabels abhängt. Während meiner Versuche konnte ich oft kleinere Schwankungen im Hornvorschub feststellen, die offenbar auf Stoffwechselvorgänge zurückzuführen sind. Diese kleinen Schwankungen ändern aber nichts an der durchschnittlichen Geschwindigkeit, sondern werden in sich stets wieder ausgeglichen.

Um nun auch die Strömung des Hornes festzustellen, versah ich den Schnabel eines Kanarienweibchens mit Tuschemarken, die in Längsrichtung auf dem Schnabel verliefen (Fig. 3).

Es zeigte sich, daß die Tuschemarken parallel zur Schnabelfirste nach vorn wanderten. Diese Strömungsrichtung entspricht den Strukturen, die rillenartig längs über den Schnabel verlaufen.

Es war interessant, daß an einem Kanarienschnabel, den ich auch zu diesem Versuch mit Längsstrichen versehen hatte, sich eine Störung des Hornflusses bemerkbar machte. Ein Teil des Hornes hatte sich kurz vor der Spitze abgehoben. Dieses kam auch deutlich in der Lage der Tuschemarken zum Ausdruck.

Aus diesen bisher beschriebenen Versuchen konnten wir sehen, daß das Horn beständig in Fluß ist. Wir haben seine Geschwindigkeit und Strömungsrichtung festgestellt. Über die Art und Weise aber, wie die Bewegung des Hornes in sich ist, sollen die folgenden Versuche Aufschluß geben. Es fiel mir auf, daß die nur flach eingeritzten Tuschemarken sich nicht lange hielten und des öfteren (alle 5 Tage) nachgezogen werden mußten. Wird das Horn etwa nicht nur an der Spitze und an der Kante, sondern auch mitten auf dem Schnabel abgenutzt? Um die Antwort auf diese Frage zu gewinnen, machte ich mit einer Rasierklinge einen tiefen Einschnitt in das Oberschnabelhorn eines Kanarienweibchens. In diesen Ein-

schnitt wurde chinesische Tusche gebracht. Der Vogel wurde dann nach 13 Tagen getötet und auf die Verschiebung der Tuschemarke mit Hilfe von Schnittpräparaten untersucht. Ein Längsschnitt durch den Oberschnabel gibt folgendes Bild (Fig. 4 a). Der Tuschemarkeneinschnitt geht nicht mehr durch die ganze Hornschicht hindurch. Das Horn und die Keimschicht unter ihm sind vollkommen zusammenhängend. Die Keimschicht ist etwas gedrängt, denn durch den Einschnitt sind die Druckverhältnisse der darunterliegenden Zellen etwas verändert. Das Exsudat an der Basis des Einschnittes verrät uns

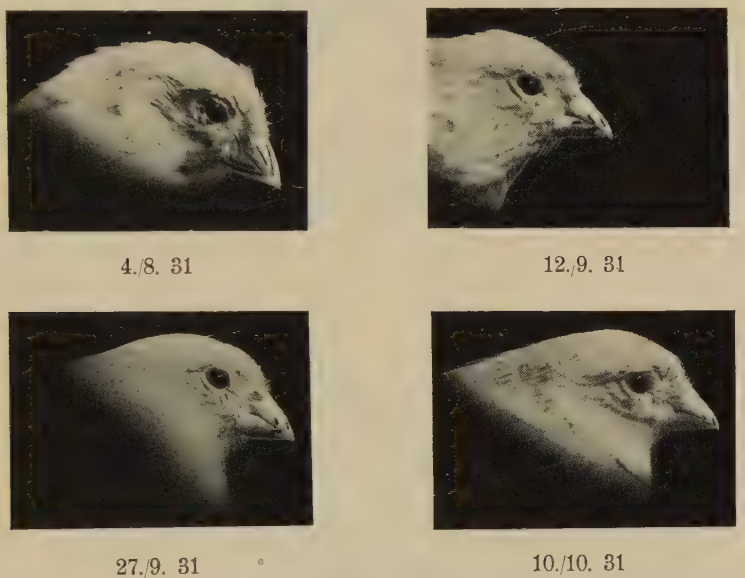


Fig. 3. Tuschemarkenverlauf in Längsrichtung des Schnabels eines Kanarienvogels während des Versuches vom 4./8. 1931.

aber, daß der Schnitt ursprünglich noch durch die Keimschicht hindurchgegangen sein muß. Hinter dem Einschnitt liegen die Hornzellen auch nicht parallel zur Oberfläche, sondern etwas schräg zur Keimschicht.

Verfolgen wir nun diese Keimschicht basalwärts, so finden wir bald die Stelle, an der der Tuschemarkeneinschnitt durch sie hindurchgegangen ist (Fig. 4 b).

Die Basalzellen der Keimschicht liegen hier etwas näher der Hornschicht und sind nicht so groß, wie die umliegenden. Auch das Bindegewebe ist dichter, und an dem dicht unter der Epidermis

liegenden Knochen sehen wir deutlich den früheren Einschnitt. Der Einschnitt ist also von hier zur Oberfläche gewandert. Noch schöner war dieses an dem Oberschnabel eines Prachtfinken zu sehen. Der Vogel wurde am 1./4. 1932 mit einem tiefen Einschnitt versehen und am 11./4. 1932 getötet. Der Längsschnitt durch den Oberschnabel

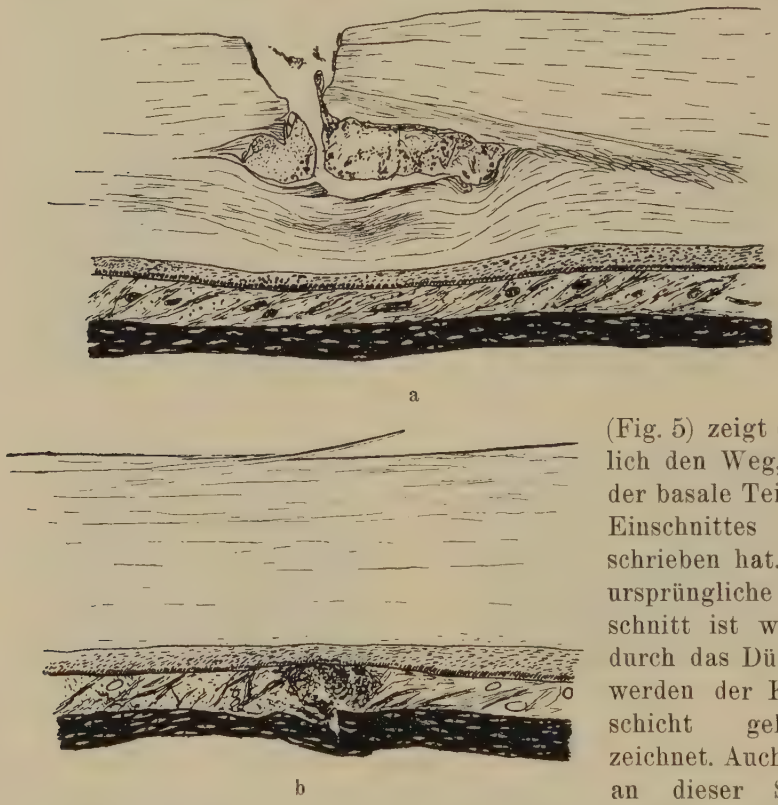


Fig. 4. Längsschnitt durch den Oberschnabel eines Kanarienvogels während des Tuscheeinschnittversuches. ca. 108:1. a Einschnittstelle nach dem Versuch. b Einschnittstelle bei Beginn des Versuches.

(Fig. 5) zeigt deutlich den Weg, den der basale Teil des Einschnittes beschrieben hat. Der ursprüngliche Einschnitt ist wieder durch das Dünnerwerden der Keimschicht gekennzeichnet. Auch sind an dieser Stelle ihre Basalzellen klein. Dem Leser mag es auffallen, daß sich dicht über der Keimschicht im Horn Zellen befinden, die sich mit Säurealizarin-Azan blau gefärbt haben, während sonst das Horn gelb wird. Es ist dieses auf Spannungen im Horn bei der Diaphanolbehandlung zurückzuführen. Wenn nun der Tuschemarkeneinschnitt langsam nach außen wandert, dann muß er auch bei entsprechend längerer Versuchsdauer immer kleiner werden. Dieses wurde mir

auch durch einen Versuch bestätigt, den ich an einem anderen Kanarienweibchen auf 28 Tage ausdehnte. Die Tiefe des Einschnittes betrug

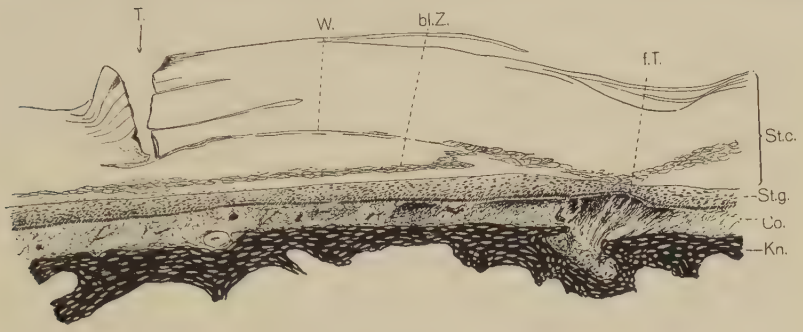


Fig. 5. Längsschnitt durch den Oberschnabel eines Prachtfinken während des Tuscheeinschnittversuches. ca. 65 : 1.

fast die Hälfte wie die des Versuches von 13tägiger Dauer. Ich habe außerdem noch einen Versuch am Unterschnabel eines Kanarienweibchens gemacht, bei dem das Weibchen schon nach 5 Tagen ge-

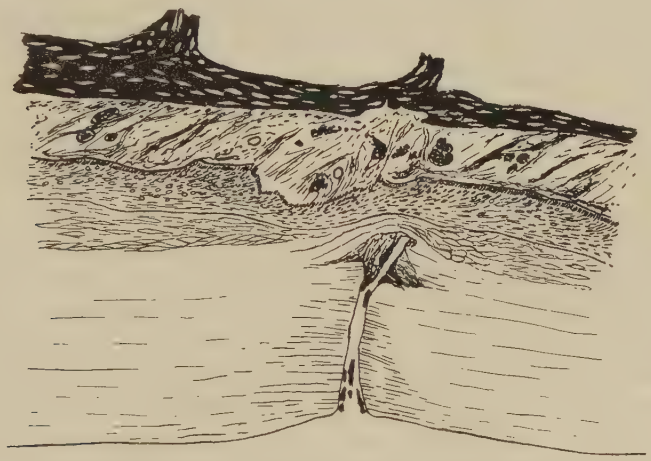


Fig. 6. Längsschnitt durch den Unterschnabel eines Kanarienvogels während des Tuscheeinschnittversuches. ca. 108 : 1.

tötet wurde. Wie die Fig. 6 zeigt, geht der Einschnitt noch tiefer als der im Oberschnabel des Prachtfinken. Die Keimschicht zeigt hier starke Veränderungen, wie überhaupt die Versuche am Unterschnabel weit schwieriger gelingen.

Die Tiefe des Einschnittes hängt also von der Versuchsdauer ab. Das bedeutet aber, daß das Horn von hinten nach vorn wandert, und daß es nicht bis zur Spitze erhalten bleibt, sondern ständig abgenutzt wird. Diese Abnutzung wird durch das Wetzen des Schnabels unterstützt. So können wir auch die Störung bei dem oben erwähnten Tuschemarkenversuch am Kanarienweibchen erklären. Das Horn hatte sich durch ungleichmäßiges Nachaußenwandern der Hornzellen abgehoben.

Der histologische Aufbau des erwachsenen Vogelschnabels.

Bevor ich zur eigentlichen Besprechung des Schnabels übergehe, möchte ich noch kurz über den allgemeinen histologischen Aufbau einige Bemerkungen machen. Die Epidermis des Vogelschnabels zerfällt in 2 Schichten, in die innere Keimschicht = Stratum germinativum und in die äußere Hornschicht = Stratum corneum. Nur selten finden wir das Stratum germinativum gegenüber dem Corium durch eine Basalmembran abgeschlossen. Die Basalzellen der Keimschicht sind meist mehr oder weniger lang ausgezogen und treten dadurch in innigen Verband mit dem Bindegewebe. Sie bilden das sogenannte Stratum cylindricum. Darüber liegen dann mehrere Lagen polyedrischer Zellen. Sie stellen das Stratum spinosum vor. Diese Zellen des Stratum spinosum können infolge des Hornvorschubs auch flach und spindelförmig sein. Vergeblich suchen wir in der Epidermis des Vogelschnabels nach einem ausgesprochenen Stratum granulosum. Der Übergang von Keimschicht zur Hornschicht geht mehr allmählich vor sich. Wohl kann man manchmal über dem Stratum spinosum ein Auseinanderweichen des Kernchromatins beobachten, das oft mit einem Verschwinden der Zellgrenzen Hand in Hand geht. Trotzdem aber ballt sich das Chromatin in dem Stratum corneum wieder zusammen, so daß wir es wieder in Kerngestalt vorfinden. Solche „Kerne“, die sich mit Säurealizarin-Azan rot, mit Hämalaun-Eosin blau färbten, fand ich in ganz alten Hornschichten, wie z. B. in der Hornscheide eines Spechtes oder auch an der Schnabelkante des Oberschnabels von *Accipiter*. Ich komme noch einmal im Text darauf zurück.

Der speziellen Betrachtung des Vogelschnabels aber möchte ich der Übersicht wegen noch ein allgemeines Schema des Schnabels vorausschicken. Betrachten wir zunächst einmal einen Querschnitt durch einen Oberschnabel (Fig. 7). In der Mitte des Schnittes sehen wir das Corium (*Co*) mit dem Knochen (*Kn*) und den Blutgefäßen,

einer mittleren Arterie und zwei seitlichen Venen. Das Corium wird von der sehr starken Epidermis umgeben. In der Epidermis unterscheiden wir zwei Hornarten, Traghorn (*TH*) und Deckhorn (*DH*), die an der äußeren Schnabelkante zusammenstoßen. Das Traghorn ist weicher als das Deckhorn. Das Traghorn wird von einer Leiste, der Tragzellenleiste (*TL*), gebildet. Wichtig aber für die Abnutzungsweise des Vogelschnabels ist, daß die abgestorbenen Zellen des Traghornes in bestimmter Weise zu dem Deckhorn gelagert sind. Das Horn besteht nämlich aus Hornblättern. Die abgestorbenen Zellen eines jeden Hornblättchens hängen unter sich fester zusammen als mit den Zellen des darunterliegenden Hornblättchens. Wenn wir

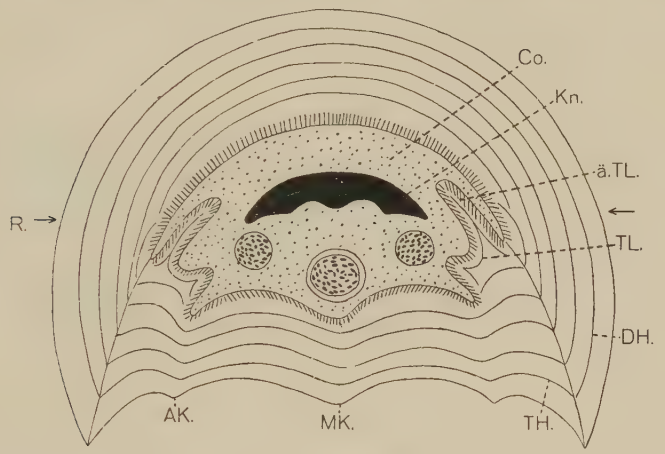


Fig. 7. Allgemeines Schema eines Querschnittes durch den Oberschnabel.

nun die Richtung dieser Hornblättchen in unser allgemeines Schema eines Querschnittes eintragen, so erhalten wir ein System von Zug- und Drucklinien, das uns die Abnutzungsweise des Schnabels veranschaulicht. An der Schnabelkante nämlich stoßen die verschieden gerichteten Blättchen des Trag- und Deckhornes zusammen. Ferner finden wir dicht an der äußeren Schnabelkante eine Abnutzungskante des Traghornes (*AK*). Wird die Spitze dieser Abnutzungskante bei der Nahrungsaufnahme abgescheuert, so werden die Blättchen des Traghornes von denen der Mundhöhlenmitte getrennt. Das äußerste Traghornblättchen verliert seinen festen Zusammenhang mit dem Horn der Mundhöhlenmitte und wird abgenutzt. Damit ist aber auch dem äußersten Deckhornblättchen der Halt genommen,

und es wird entsprechend der Schnabelbeanspruchung ebenfalls abgenutzt. Da aber das Deckhorn härter als das Traghorn ist, bleibt die Schärfe der Schnabelkante erhalten. Auf unserem Querschnitt finden wir ferner noch eine mittlere Kante (*MK*), die zur Abnutzung des Mundhöhlenhornes dient. Bemerkenswert ist außerdem die Richtungsänderung der Basalzellen der äußeren Epidermis (Fig. 7, *R*). Sie führt zu der Unterscheidung zwischen Deckhorn 1. und 2. Ordnung. Dieser Unterschied zwischen den beiden Deckhornarten kommt aber auf Querschnitten weniger zum Ausdruck. Der äußere Zipfel der Tragzellenleiste (*ä. TL*) wandert nun zur Schnabelspitze zu an dem äußeren Stratum germinativum des Deckhornes zum Schnabelfirst und verbindet sich mit dem entsprechenden Zipfel der gegenüberliegenden Tragzellenleiste. Wir werden ihn also auf einem

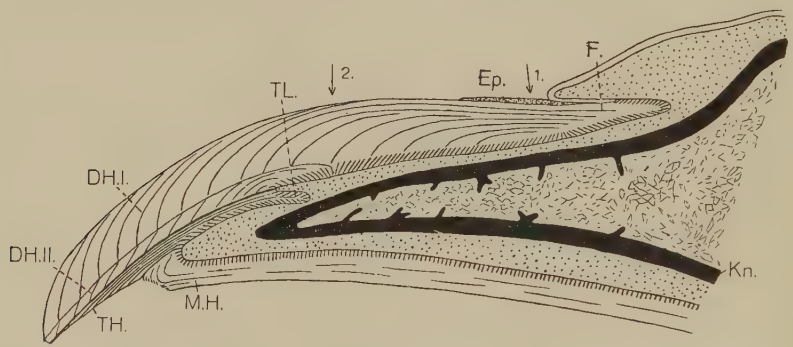


Fig. 8. Allgemeines Schema eines Längsschnittes durch den Oberschnabel.

Medianschnitt an der dorsalen Keimschicht des Schnabels wiederfinden (Fig. 8, *TL*). Auch an dem Schema des Medianschnittes (Fig. 8) ist aus Gründen der Übersicht die Hornscheide im Verhältnis zur Länge des Schnabels bedeutend vergrößert. Unter der Epidermis finden wir wieder das Corium mit dem Knochen, der von einer netzartigen Spongiosa erfüllt ist. An der Schnabelwurzel ist ein Schnabelfalz (*F*) mit dem auf dem Schnabelhorn lagernden Eponychium (*Ep*) gezeichnet. In dem Schnabelfalz sind die Basalzellen nach vorn gerichtet. Kurz hinter dem Schnabelfalz erfolgt eine Richtungsänderung der Basalzellen (Pfeil 1), so daß sie auf der Schnabelmitte zum Schnabelfalz weisen. Diese Lage der Basalzellen scheint mir für die Struktur, d. h. für die Lamellenbildung, von Wichtigkeit zu sein. Die Hornlamellen weisen ebenfalls schräg nach hinten. Da aber in unserem Schema die Schnabelspitze gegenüber der Schnabel-

mitte bedeutend vergrößert ist, ist die bogenförmige Lage der Hornblätter der Schnabelmitte stark übertrieben. Kurz vor der Tragzellenleiste erfolgt eine zweite Richtungsänderung der Basalzellen (Pfeil 2). Von den zum Schnabelfalz gerichteten Basalzellen wird Deckhorn 1. Ordnung (*DH. I.*) gebildet, aus den zur Schnabelspitze gerichteten Basalzellen der dorsalen Keimschicht geht das Deckhorn 2. Ordnung (*DH. II.*) hervor. Das Deckhorn 2. Ordnung wird von dem Traghorn (*TH*) getragen, das von der Tragzellenleiste gebildet wird. Das Traghorn legt sich flach an das Deckhorn 2. Ordnung an. Zur Mundhöhle hin schließt sich an das Traghorn das Mundhöhlenhorn in einem scharfen Bogen an. Dadurch, daß dieser Bogen abgeschliffen wird, werden die Blätter des Traghornes von denen

Fig. 9. Medianschnitt durch die Oberschnabelwurzel einer Taube. ca. 81 : 1.

des Mundhöhlenhornes getrennt. Die Traghornblätter werden abgenutzt. Damit verliert das Deckhorn seine Stütze und wird entsprechend seiner inneren Struktur abgestoßen. Auch hier wird die Schärfe der Schnabelspitze durch zwei Faktoren bedingt: Einerseits durch die Struktur des Hornes, andererseits aber durch den Härteunterschied zwischen Trag- und Deckhorn.

Die Schnabelbasis.

Die Basis des Vogelschnabels ist keineswegs gleichmäßig ausgebildet. Ich konnte vielmehr bei den von mir untersuchten Vögeln eine Entwicklungsreihe feststellen. Einen verhältnismäßig einfachen Typ finden wir im Taubenschnabel vor (Fig. 9).

An der Oberschnabelwurzel ist die Epidermis grubenartig vertieft. Die Basalzellen liegen nicht senkrecht zur Oberfläche, sondern

sind schräg nach vorn gerichtet. Das Horn wird also nach der Schnabelspitze hin abgeschieden. Es liegt aber noch locker, und in den hinteren Partien kann man deutlich die übereinanderliegenden, einzelnen Hornblätter verfolgen. Zur Schnabelspitze hin werden die Gruben flacher, die Keimschicht wird papillös, und das Horn liegt fest und geschlossen darüber. Der typische Bau der Wachshaut kommt auf einem Medianschnitt nur in dem letzten Teil der Schnabelwurzel zum Ausdruck. Die Vertiefungen der Epidermis sind hier nicht so groß, sondern zahlreicher. Die Zellen des Stratum cylindricum sind nicht einheitlich gerichtet, zumal da die Epidermis als ganze gewellt ist. Auch ist die Hornabscheidung bei weitem nicht so stark, wie bei den weiter zur Spitze liegenden Gruben.

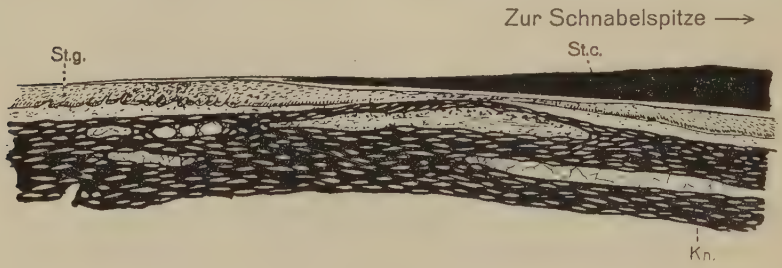


Fig. 10. Medianschnitt durch die Oberschnabelwurzel von *Erithacus rubecula*. ca. 60 : 1.

Einen etwas fortgeschritteneren Typ zeigt die Wurzel des Oberschnabels von *Erithacus* (Fig. 10).

Auch hier erkennt man die Zellen des Stratum cylindricum, die das Horn für die Schnabelbasis liefern, daran, daß sie alle einheitlich nach vorn gerichtet sind. Bei *Erithacus* ist dieser Teil der Keimschicht nicht grubenartig vertieft wie bei der Taube, sondern nur papillös. — Es sei bemerkt, daß man beim Vogelschnabel von einer eigentlichen basalen Matrix des Schnabelhornes nicht reden darf. Denn wie die Versuche mit Hilfe der Tuschemarkeneinschnitte zeigten, wird in der ganzen Keimschicht des Schnabels Horn gebildet. — Auch die Zellen, die über dem Stratum cylindricum liegen, sind nicht so sehr polyedrisch, sondern vielmehr abgeflacht und nach vorn gerichtet. Verfolgen wir das Stratum germinativum weiter nach vorn, so bemerken wir, daß es plötzlich ganz dünn wird und eine über ihm liegende Hornschicht bildet. Die Bildung des Hornes scheint aber noch durch etwas anderes begünstigt zu werden. Dicht unter

der Keimschicht befindet sich nämlich Knochen. Dieser geht an der Stelle, an der sich das Horn bildet, dicht an die Epidermis heran, so daß das Bindegewebe fast ganz verdrängt wird. Damit werden aber an dieser Stelle den Zellen der Keimschicht die Nahrungsstoffe entzogen. Das hat zur Folge, daß die Zellen des Stratum cylindricum sehr klein werden, und das Stratum germinativum viel schneller verhornt. Dicht hinter dieser Knochenerhebung, die noch durch einen im Knochen liegenden Hohlraum begünstigt werden kann, wird das Stratum germinativum wieder stärker. Die Zellen des Stratum cylindricum erreichen ihre alte Größe, sind aber entgegengesetzt gerichtet wie vorher (vgl. Fig. 8, Pfeil 1). Auf diese Richtungsänderung der Basalzellen komme ich später noch einmal zurück. Es sei schließlich noch erwähnt, daß sich über der Keimschicht eine Zellage befand, die sich mit Säurealizarin-Azan hellgelb färbte. Während das Horn,

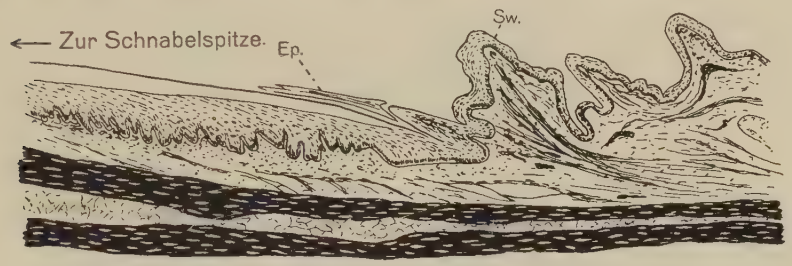


Fig. 11. Medianschnitt durch die Oberschnabelwurzel eines Kanarienvogels. ca. 60 : 1.

da es nicht sehr hart war und durch Diaphanol leicht erweicht wurde, blaue Farbe annahm. Es ist leicht möglich, daß diese hellgelbe Zellage einem Stratum granulosum entspricht.

Bei der Taube und *Erithacus* ist die Hornabscheidung an der Schnabelwurzel noch verhältnismäßig gering. Wird nun aber der Schnabel stärker beansprucht und dadurch auch eine reichlichere Hornbildung erforderlich, so verlagert sich die Schnabelwurzel immer mehr in das Bindegewebe hinein. Es kommt schließlich zur Ausbildung eines Schnabelfalzes. Einen Übergang zwischen der einfacheren, oben beschriebenen Schnabelwurzel und einem Schnabelfalz bildet z. B. die Schnabelwurzel des Kanarienvogels (Fig. 11). Die Keimschicht ist auch hier stark papillös, und ihre Zellen sind nach vorn gerichtet. Wichtig aber ist, daß Epidermis und Bindegewebe sich wallartig hinter der Schnabelwurzel erheben. Das Bindegewebe ist hier fester und oft gebündelt. Wir finden viele Blutgefäße, kurz,

die Nahrungszufuhr der Schnabelwurzel ist gesteigert. So sehen wir dann, daß auch von der Epidermis des Schnabelwalles Horn abgeschieden wird.

Einerseits liefern die tieferen Teile des Schnabelwalles Horn, das genau wie das Horn der papillösen Keimschicht die eigentliche Hornscheide bildet, andererseits bilden die etwas höher gelegenen Teile des Schnabelwalles Horn, das sich als Eponychium dem übrigen Schnabelhorn auflagert. Der Schritt zur wirklichen Ausbildung eines Schnabelfalzes ist nun nicht mehr groß. Wir finden ihn bei fast allen Schnäbeln mit stark ausgebildeter Hornscheide, wie z. B. beim Sperber, Seeadler und Specht. Daneben scheint auch die Art und Weise der Schnabelbeanspruchung für die Ausbildung eines Schnabel-

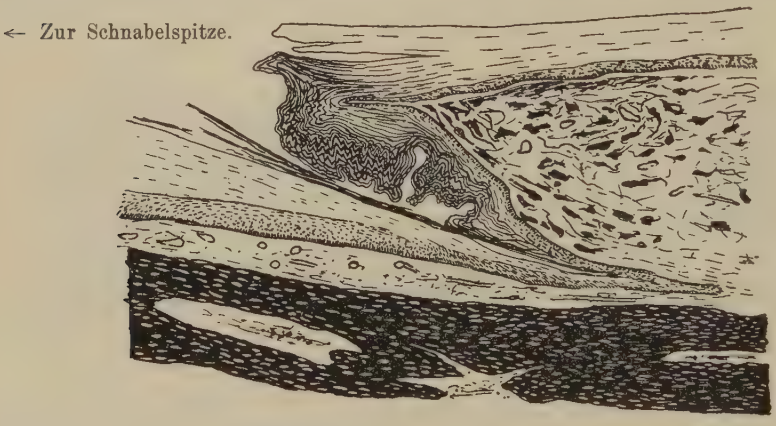


Fig. 12. Medianschnitt durch den Falz des Oberschnabels von *Accipiter nisus*. ca. 60 : 1.

falzes ausschlaggebend zu sein. So konnte ich z. B. auch bei *Parus* einen solchen feststellen. Eigenartigerweise aber hat auch *Apus* einen Schnabelfalz, obwohl das Horn doch verhältnismäßig weich ist, und von einer starken Beanspruchung des Schnabels eigentlich nicht die Rede sein kann. Vielleicht ist diese Tatsache phylogenetisch zu erklären.

Der Schnabelfalz von *Accipiter* ist dadurch bemerkenswert, daß wir an der Spitze des Schnabelwalles eine starke Hornabscheidung finden. Das hier gebildete Horn zerfällt in einzelne Blätter und legt sich locker dem übrigen Schnabelhorn als Eponychium auf (Fig. 12).

Ferner ist hervorzuheben, daß das Stratum germinativum nicht mehr in Papillen ausgezogen ist. Nur die Basalzellen selbst, und

diese meist auch nur in dem letzten Teil der Schnabelwurzel sind etwas länger ausgezogen. Ganz besonders deutlich ist dieses am Schnabelfalz von *Haliaëtus* zu beobachten. Hier sind die Basalzellen, und zwar nicht nur die des hinteren Teils des Schnabelfalzes faserartig verlängert. Es finden sich nur wenige Coriumpapillen. Diese gehen nicht sehr tief in die Epidermis hinein. Dafür aber sind die Basalzellen um so inniger mit dem Corium verbunden. Wir können also mit der Verlagerung des Schnabelfalzes in die Tiefe ein Verschwinden der Coriumpapillen beobachten. Die Vergrößerung der Oberfläche durch die Papillenbildung wird einerseits ausgeglichen durch die innigere Verbindung von faserartigen Basalzellen und Corium, andererseits durch noch tieferes Eindringen der Schnabelwurzel in

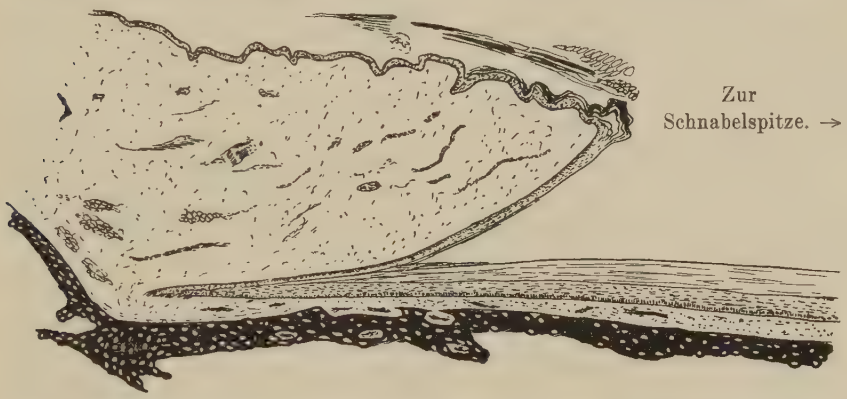


Fig. 13. Medianschnitt durch den Schnabelfalz des Oberschnabels von *Leuconerpes candidus*. ca. 60 : 1.

das Bindegewebe. Diesen letzten Schritt finden wir in der Basis des Spechtschnabels verwirklicht (Fig. 13).

Hier ragt die Schnabelwurzel sehr tief in das Bindegewebe hinein. Die Basalzellen der Keimschicht sind verhältnismäßig klein, und nur bei den am tiefsten im Bindegewebe gelegenen kann man deutlich erkennen, daß sie nach vorn gerichtet sind. Es folgen zur Schnabelspitze hin Basalzellen, die ihrer Richtung nach indifferent sind, und schließlich sogar solche, die nach hinten gerichtet sind. Wir finden also diese Umlagerung der Basalzellen beim Spechtschnabel schon im Schnabelfalz. Beim Sperber befinden sich diese nach hinten gerichteten Basalzellen noch außerhalb des Falzes, während ich beim Seeadler diese Umlagerung ebenfalls im Schnabelfalz beobachten konnte. Es mag hier nur beiläufig erwähnt werden,

daß ich ganz ähnliche Verhältnisse an der Basis des Nagels von *Hapalemur* GROUP beobachten konnte. Verfolgen wir auf Querschnitten die Schnabelwurzel, so bemerken wir, daß die Hornbildung auf dem Schnabelfirst und an den Schnabelkanten am weitesten nach hinten verlagert ist. Der Schnabelwall zieht sich dementsprechend um die Schnabelwurzel herum. So ist es auch zu erklären, daß wir z. B. auf einem Querschnitt durch die Basis des Oberschnabels von *Bombycilla* auf jeder Seite des auf dem Schnabelfirst gebildeten Hornes einen Schnabelfalz finden. Es ist nun interessant, daß die Basalzellen der Keimschicht auf dem Schnabelfirst divergieren, an den Seiten dagegen, d. h. also im Falz, zum Schnabelfirst gerichtet sind. Noch einleuchtender wird dies, wenn wir z. B. einen Querschnitt durch den Schnabelfalz eines frischflüggen *Dryobates* machen. An den beiden Seiten des Falzes sind die Zellen der Keimschicht langgestreckt und ihre Basalzellen zur Mitte gewandt. Es gilt dies sowohl für den dorsalen wie für den ventralen Teil des Schnabelfalzes. Wir finden auch hier kleine Coriumpapillen. Verfolgen wir nun einmal die ventralen Basalzellen des Schnabelfalzes zum Schnabelfirst, d. h. zur Mitte des Falzes hin, so werden diese kleiner und ihrer Richtung nach indifferent. Erst kurz vor der Mitte (Fig. 14) bekommen sie wieder eine ansehnliche Größe und liegen schräg nach außen gewandt.

In der Mitte selbst stehen die Basalzellen der Keimschicht senkrecht. Ihr Zellinhalt ist ziemlich klein, und sie haben einen auffallend langgestreckten, mit Hämalaun-Eosin blaugefärbten Kern. Sie weisen zwischen sich breite Zellücken auf. Über ihnen liegen zwei bis drei Schichten von flachen Zellen, die fast ganz mit bräunlichen Körnchen erfüllt sind. Ihr Kern ist daher schwer zu erkennen. Dorsalwärts gehen diese in Zellen über, die langgestreckt sind und strahlenförmig divergieren. Sie sind hell, und der bräunliche Inhalt ist auf einen schmalen Streifen zusammengedrängt. Erst an den seitlichen und über ihnen gelegenen Zellen ist die Körnelung des Zellinhaltes wieder auf die ganze Zelle verteilt.

Wie ist nun diese recht komplizierte Lage der verschiedenen Zellen zu erklären? Dazu müssen wir Schnitte betrachten, die vor diesen liegen, da ja das Horn auch im Schnabelfalz beständig nach vorn geschoben wird. Die oberen flachen Zellen, die über den strahlenförmig divergierenden Zellen liegen, werden teilweise von den Zellen der dorsalen Falte des Schnabelfalzes gebildet, teilweise sind es aber auch Zellen, die ihren Ursprung in dem tiefsten Teil

des Schnabelfalzes haben. Die seitlichen, schräg zur Mitte gerichteten Zellen der Hornschicht werden von Basalzellen gebildet, die genau so gerichtet sind wie diese. Auf Schnitten, die weiter tiefer durch den Schnabelfalz gehen, sehen wir, daß diese so gerichteten Basalzellen viel weiter zur Mitte gehen. Ferner aber zeigen uns diese Schnitte, daß auch die strahlenförmig divergierenden Zellen von ebenso gerichteten Basalzellen gebildet werden. Die Basalzellen des Schnabelfirstes divergieren ja auch auf dem abge-

Fig. 14. Querschnitt durch den Schnabelfalz des Oberschnabels eines frischflüggen *Dryobates maior*. ca. 108 : 1.

bildeten Schnitt. Durch diese so verschieden gelagerten Basalzellen wird also auch eine verschiedene Struktur des Hornes bedingt. Eine Verschiebung von wirklich verhornten Zellen gegeneinander halte ich für ausgeschlossen. Sie würden auseinanderreißen. Die Struktur der Hornschicht wird schon in der Keimschicht festgelegt.

Die Wurzel des Unterschnabels zeigt eine ganz ähnliche Entwicklungsreihe wie die des Oberschnabels. Auch der Unterschnabel von *Erithacus* zeigt an seiner Basis keine Gruben- oder gar Falz-

bildungen. Die Epidermis vor den letzten Federanlagen besitzt ein dickes Stratum germinativum. Die Zellen des Stratum cylindricum sind nicht sehr langgestreckt und stehen senkrecht zur Oberfläche. Ueber dem Stratum germinativum befindet sich eine ganz flache Hornschicht. An dieser Stelle ist der Mundhöhlenboden noch sehr dünn. Schieben sich dagegen weiter vorn die beiden verwachsenen Kieferknochen dazwischen, so wird der Abstand zwischen äußerem Schnabelhorn und innerem Mundhöhlenhorn größer. Dabei behält die Epidermis der Mundhöhle ihre Lage bei, während die äußere Schnabelepidermis sich im Bogen an den Kieferknochen anlegt. Hier sind auch die Zellen des Stratum cylindricum plötzlich langgestreckt und nach vorn gerichtet. Sie liefern also Schnabelhorn. Es ist bemerkenswert, daß das Stratum germinativum nicht wie an der entsprechenden Stelle des Oberschnabels papillös ist. Hat die Epidermis des äußeren Schnabelhornes dann den Knochen erreicht, so werden die Basalzellen der Keimschicht wieder kleiner und sind zur Schnabelwurzel gewandt. Dieses Kleinerwerden der Basalzellen ist wohl dadurch zu erklären, daß Epidermis und Knochen sehr eng aneinanderliegen. Dadurch ist das Bindegewebe so stark verdrängt, daß auch die Stoffzufuhr der Epidermis vermindert ist.

Man kann sich nun ferner leicht vorstellen, daß das lockere Gewebe der Unterschnabelbasis eine Wallbildung um das Schnabelhorn begünstigt. So finden wir z. B. an der Basis des Unterschnabels von der Taube tiefe Epidermiseinsenkungen.

Diese liefern in ihrem äußeren, unteren Teil mehr lockeres Horn, das den Charakter eines Eponychiums hat und sich dem Schnabelhorn auflagert. In ihrer inneren, oberen Keimschicht, die im übrigen papillös sein kann, wird dagegen Schnabelhorn gebildet. Die Richtungsänderung der Basalzellen erfolgt hier, noch bevor die Epidermis den Knochen erreicht hat.

Auf etwas höherer Stufe steht die Wurzel des Unterschnabels von *Bombycilla* (Fig. 15). Hier liegt das basale Schnabelhorn dicht um den hinteren Teil des Kieferknochens herum, so daß der Schnabelfalz senkrecht zur Längsachse des Schnabels zu liegen kommt. Die Basalzellen sind hier fast bis zum Ende des Schnabelfalzes entgegen der Stromrichtung des Hornes gerichtet. Der wegen der senkrechten Lage des Schnabelfalzes mehr zurückgelegene Teil des Falzes zeigt starke Bildung von Eleidin, von dem sich ein Teil als Eponychium dem Horn auflagert. Dicht dahinter folgen dann die ersten Federanlagen. Einen schmalen, wenn auch nicht sehr tief in das Corium

hineinragenden Falz finden wir am Unterschnabel von *Accipiter*. Die Basalzellen im Falz sind länglich und zur Schnabelspitze gerichtet. Diese Richtung behalten sie bei, bis sich die Epidermis dem Knochen nähert. Erst dann lagern sie sich um und sind zur Schnabelwurzel gewandt. Diese Richtungsänderung erfolgt hier sehr schnell. Nur 5—8 Basalzellen sind indifferent gerichtet, d. h. sie stehen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche der Epidermis. Bis zur Umlagerung der Basalzellen wird das Stratum germinativum stärker, erst danach wird es selbst und auch seine Basalzellen etwas flacher. Am Unterschnabelfalz von *Accipiter* ist ferner bemerkenswert, daß der äußere, untere Teil des Falzes nicht so sehr lamellöses

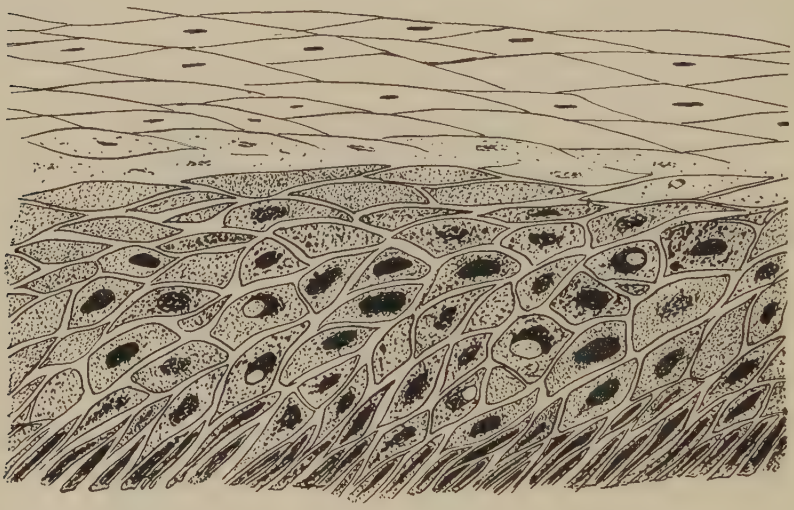
Fig. 15. Medianschnitt durch die Unterschnabelwurzel von *Bombycilla garrula*. ca. 60 : 1.

Horn als Eponychium, sondern verhältnismäßig festes Horn abscheidet. Dieses lagert sich dem Schnabelhorn auf und ist von diesem kaum zu unterscheiden.

Die Schnabelmitte.

Wir sahen, daß kurz nach der Schnabelwurzel oder aber im Schnabelfalz selbst die Basalzellen ihre Richtung ändern und caudalwärts gewandt sind. Diese Richtung wird bis nahe zur Spitze beibehalten. Fig. 16 zeigt einen Schnitt durch die Keimschicht der Oberschnabelmitte von *Accipiter*. Die Basalzellen sind schmal und stark mit Chromatin erfüllt. Das über ihnen liegende Stratum spinosum weist große Zellücken auf. Seine Zellen sind zwar polyedrisch,

aber etwas in die Länge gezogen. Ihre längste Achse liegt schräg nach hinten. Das Chromatin des Kernes scheint sich in den oberen Lagen des Stratum spinosum mehr über die Zellen zu verteilen. Der Kern erscheint nicht mehr als geschlossenes Ganzes. Über dem Stratum spinosum befindet sich eine Schicht, etwa zwei Zellagen dick, die sich mit Säurealizarin-Azan gelblich färbt. Die Zellwände sind hier sehr schwer zu erkennen. Es ist dies die Schicht, in der die Zellen vollkommen verhornen. Über ihr liegt dann auch das dicke Stratum corneum. Es ist bemerkenswert, daß ich in den Zellen des Stratum corneum Chromatin in schmaler, länglicher Kerngestalt



← Zur Schnabelspitze.

Fig. 16. Medianschnitt durch die Keimschicht der Oberschnabelmitte von *Accipiter nisus*. ca. 1080 : 1.

nachweisen konnte. Selbst in der sehr festen Hornscheide des Oberschnabels eines Spechtes, *Leuconerpes candidus*, waren noch deutlich „Kerne“ zu erkennen (Fig. 17).

Ist das Schnabelhorn genügend in Diaphanol erweicht, was sich bei Säurealizarin-Azanfärbung durch Bläuung erkennen läßt, so wird auch der „Kern“ sichtbar. Ist dagegen die Erweichung nicht vollkommen durchgeführt, so dringt die Farbe nicht entsprechend durch, und das Horn bleibt gelb gefärbt. In dem Spechtpräparat habe ich die Schnabelscheide allein erweicht, weil es bei so eingehender Erweichung zu starken Spannungen zwischen Horn und Corium kommen

würde, die wieder eine Deformation der Hornzellen zur Folge hätten. Auf diese Weise konnte ich bequem 8—10 μ Schnitte durch die Hornscheide des Spechtes herstellen. Schwieriger dagegen ist es, das Corium zugleich mit dem Horn zu schneiden.

Obwohl nun die Basalzellen der Keimschicht in der Schnabelmitte nach der Schnabelwurzel gerichtet sind, wird das Horn doch nach vorn geschoben. Dies beweisen sowohl die Versuche mit den Tuschemarken als auch die mit den Tuscheeinschnitten. Daß aber nicht nur in der Wurzel, sondern auf der ganzen Schnabelfläche Horn gebildet wird, geht daraus hervor, daß die Tiefe des Tuscheeinschnittes mit der Dauer des Versuches immer kleiner wurde. Wir

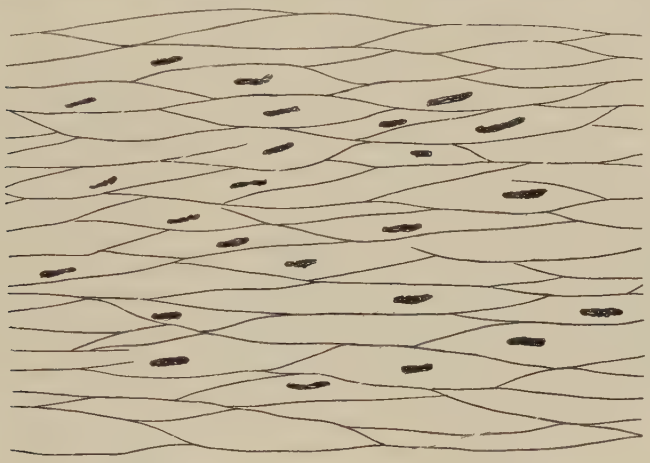


Fig. 17. Längsschnitt durch einen Teil der Schnabelscheide von *Leuconerpes candidus*. ca. 800 : 1.

müssen also annehmen, daß die untersten Zellen des Stratum spinosum erst entgegen dem Hornfluß aus den Basalzellen hervorgehen, dann aber sich mit ihrer Längsseite, bzw. Fläche den Hornzellen anlagern und mit ihnen nach vorne wandern. Es ist sehr wohl möglich, daß diese eigentümliche Bildungsweise der Hornzellen mit der Art der Abnutzung auf das engste verbunden ist. Sehr oft kann man nämlich beobachten, daß die äußersten Zellen des Schnabelhornes mit ihrem zu der Schnabelwurzel gewandten Ende sich von den übrigen Zellen des Hornes loslösen, während ihr vorderer Teil noch fest mit diesen verankert ist. Ich werde später bei der Besprechung der Schnabelspitze noch einmal auf diese Verhältnisse zurückkommen und einen weiteren Beweis für diese Annahme liefern.

Wenn nun das Horn in der eben beschriebenen Weise nach vorn wandert, so wird dieser Hornfluß am Oberschnabel auf jeder Seite durch die beiden Nasenöffnungen unterbunden. Um diese Störung wieder auszugleichen, finden wir kurz vor den Nasenöffnungen eine vermehrte Hornbildung. Das Stratum germinativum wird papillös, und es kann sogar zu einer Falzbildung kommen, wie z. B. beim Specht oder beim Sperber. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle noch auf etwas hinzuweisen, was zwar nicht direkt zum Thema gehört, aber doch recht interessant ist. Die Epidermis des Nasenganges der Vögel ist in eigenartiger Weise verändert. Fig. 18 gibt ein stark vergrößertes Bild von der Epidermis wieder, wie sie Nasenmuschel und Nasengang von *Accipiter* bedeckt.

In dem Stratum germinativum liegen die Kerne säulenartig übereinander. Die Kerne der Basalzellen liegen flach und ordnen sich bald so, daß sie die charakteristische Lage einnehmen. Dadurch aber wird das Stratum corneum nicht wie in der üblichen Weise in Form von Schüppchen, sondern in Form kleiner Käppchen, die oft noch miteinander zusammenhängen können, abgenutzt. Es ist sehr leicht möglich, daß durch diese unregelmäßige Oberfläche die Fremdkörper der Atemluft besser abgefangen werden.

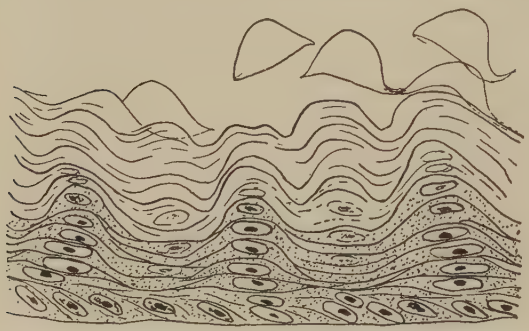


Fig. 18. Schnitt durch die Epidermis des Nasenganges von *Accipiter nisus*. ca. 1000 : 1.

Auf Medianschnitten durch die Schnabelmitte fällt ferner auf, daß das Bindegewebe nicht unregelmäßig zwischen Epidermis und Knochen liegt, sondern vielmehr in Bündeln zusammengeordnet ist. Diese Bündel sind in der Mitte zwischen Epidermis und Knochen fest zusammengefügt, während sie an den Enden ausstrahlen und sich in den Basalzellen des Stratum germinativum bzw. an dem Knochen verankern. Die Richtung dieser Bündel entspricht fast stets der Richtung der Basalzellen, so daß sie an der Schnabelwurzel eine andere Richtung einnehmen, als in der Schnabelmitte. Die gesamte Hornscheide wird durch sie fest mit dem Knochen verankert. Zwischen diesen Bündeln liegen dann auch die HERBST'schen Körperchen, denen

auf diese Weise jede Druckänderung zugetragen wird. Auch auf Querschnitten kann man die radiäre Anordnung der Bindegewebsbündel sehr gut erkennen.

Die äußere Schnabelkante ist an der Schnabelwurzel meist noch abgerundet. Bald aber macht sich eine Trennung von äußerem Schnabelhorn und Mundhöhlenhorn bemerkbar. Schon in der Färbung tritt ein deutlicher Unterschied zutage. Das Horn der Mundhöhle färbt sich dunkler, so mit Hämalaun-Eosin mehr bläulich, mit Säurealizarin-Azan dagegen braun. Es ist lamellöser als das äußere Horn. Seine Keimschicht ist auch meist etwas dicker, doch können sich diese Verhältnisse mit dem Auftreten einer scharfen Schnabelkante ändern. Eine scharfe Schnabelkante wird nun dadurch erreicht, daß das innere Mundhöhlenhorn gegenüber dem äußeren Schnabelhorn plötzlich, d. h. ohne einen kontinuierlichen Übergang, eine andere Lage einnimmt. Verfolgen wir z. B. die Kante des Oberschnabels einer Taube an Hand von Querschnitten. Auf Schnitten kurz vor der Schnabelwurzel ist sie noch gleichmäßig abgerundet. Die Keimschicht ist papillös,

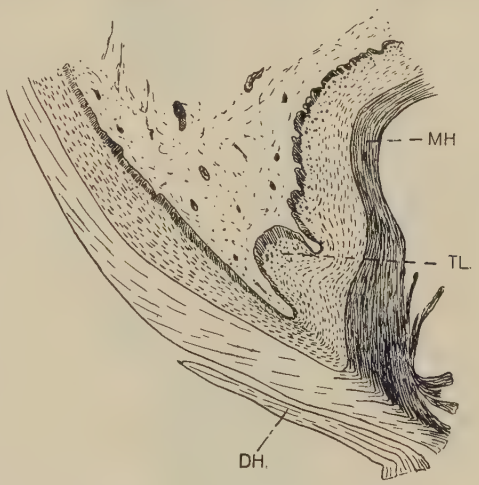


Fig. 19. Querschnitt durch die Oberschnabelkante von der Taube. ca. 108 : 1.

und mit Ausnahme der Dicke besteht kaum ein Unterschied zwischen oralem und äußerem Schnabelhorn. Verfolgen wir nun die Schnabelkante weiter nach vorn, so bemerken wir, daß an der Kante plötzlich eine Coriumpapille in die Epidermis hineinragt, die tiefer und auch breiter als alle anderen Papillen ist. Mit Auftreten dieser Papille macht sich gleichzeitig ein Unterschied in der Färbung der Hornarten bemerkbar. Das äußere Horn färbt sich heller als das Mundhöhlenhorn. Dies ist ein Zeichen dafür, daß es fester ist als das orale Horn. Kurz nach dieser Differenzierung der beiden Hornschichten, also wenige Schnitte weiter zur Schnabelspitze hin, bildet sich im Mundhöhlenhorn eine neue, etwas mehr zur Schnabelmitte gelegene Coriumpapille. Sie ist ebenfalls tiefer und breiter als die übrigen

Papillen des Mundhöhlenhornes. Durch diese beiden Coriumpapillen aber hebt sich aus dem Verband des Mundhöhlenepithels eine Leiste hervor, die sich tief in das Corium einsenkt (Fig. 19). Sie ist von größter Bedeutung für die Ausbildung einer scharfen Schnabelkante. Wir sehen nämlich, daß diese Leiste sich zur Schnabelspitze hin dicht an das Stratum germinativum des äußeren Schnabelhornes anlegt und auch sehr viel stärker wird. Sie bildet Horn, das mit seiner flachen Seite das äußere Schnabelhorn aufnimmt und dieses zur Schnabelkante trägt. Diese Leiste, von früheren Autoren manchmal als Zahnleiste erwähnt, möchte ich ihrer Funktion wegen als Tragzellenleiste bezeichnen. Sie liefert Horn, das sowohl als Stütze, als auch als Träger des äußeren Schnabelhornes dient. Allein ausschlaggebend für die Schnabelschärfe ist die Tragzellenleiste aber nicht. Es kommt noch darauf an, daß die Traghornzellen in der entsprechenden Weise abgenutzt werden. Einen schönen Beweis hierfür gibt uns der Schnabel von *Bombycilla*. Die Leiste ist hier an der Schnabelwurzel bei weitem nicht so stark ausgebildet, wie beim Taubenschnabel. Sie ist flach, und die Coriumpapillen sind stark erweitert und gehen nicht sehr tief. Trotzdem aber ist die Schnabelkante scharf. Das hat seinen Grund darin, daß neben der eigentlichen Schnabelkante nach der Mundhöhlenmitte zu noch eine Abnutzungskante für das Traghorn ausgebildet ist. Dadurch wird erreicht, daß das Mundhöhlenhorn nicht in Form von langen Blättern, sondern eben nur an der Schnabelkante in kleinen Stückchen abgenutzt wird. In Fig. 19 vom Taubenschnabel sehen wir, daß die Abnutzungskante

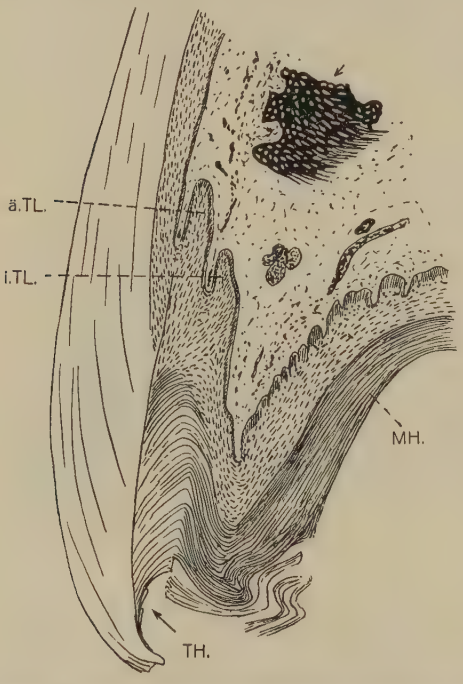


Fig. 20. Querschnitt durch die Oberschnabelkante von der Taube. Etwas weiter vorn geschnitten als Fig. 19. ca. 108 : 1.

des Traghornes wohl angebahnt, aber noch nicht voll entwickelt ist. Das Traghorn hängt an der Schnabelkante noch fest mit dem übrigen Mundhöhlenhorn zusammen. Etwas weiter vorn dagegen finden wir die Abnutzungskante des Traghornes schon mehr ausgebildet (Fig. 20). Ihr Horn ist aber noch nicht fest, sondern mehr lamellös. Dies kann man aus der dunkleren Färbung ersehen. Direkt an dem Oberschnabelhorn ist das Traghorn etwas härter. Dadurch nun, daß der Übergang zwischen festem und lockerem Mundhöhlenhorn ziemlich plötzlich erfolgt, ist die Möglichkeit des Zerreißens an dieser Stelle besonders stark. Sie wird durch die Nahrungsaufnahme und durch den Unterschnabel begünstigt. Dadurch werden aber die eigentlichen Traghornzellen für das Oberschnabelhorn von dem übrigen Mundhöhlenhorn getrennt und fallen in Form kleiner Schüppchen entsprechend der Beanspruchung der Oberschnabelkante ab. Wenn wir uns nun vorstellen, daß die Abnutzungskante des Traghornes selbst auch aus festem Horn besteht, so wird die Trennung zwischen Traghorn und dem übrigen Horn der Mundhöhle nicht mehr zwischen Schnabel- und Abnutzungskante, sondern direkt an der Abnutzungskante erfolgen. Diesen Typ der Abnutzung finden wir z. B. am Schnabel von *Bombycilla* verwirklicht (Fig. 21).

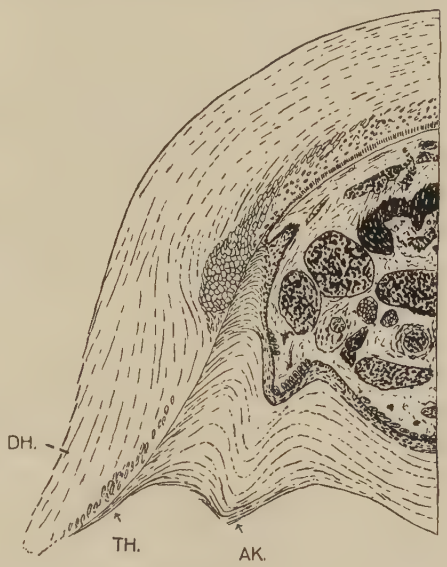


Fig. 21. Querschnitt durch den Oberschnabel von *Bombycilla garrula*. ca. 60 : 1.

Dadurch, daß die Trennung an der Abnutzungskante des Traghornes erfolgt, verliert letzteres seinen Halt und wird abgeschilfert. Damit verliert aber auch das äußere Schnabelhorn seine Stütze und wird entsprechend seiner inneren Struktur abgestoßen. — Ich habe in den Abbildungen die Struktur, d. h. die Richtung der Elemente des äußeren Hornes, durch Linien angedeutet. — Die gleiche Art der Abnutzung wie bei *Bombycilla* finden wir bei der Schnabelkante

von *Accipiter*. Nur ist hier die Abnutzungskante noch spitzer. Das Horn der Mundhöhlenmitte biegt an der Abnutzungskante scharf um und legt sich dann nach einem ebenso scharfen Bogen flach an das äußere Schnabelhorn an. Die Tragzellenleiste dagegen ist im Verhältnis zur Schnabelgröße nur flach. Dadurch aber, daß sie zur Schnabelmitte gelagert ist und sich nicht an das Stratum germinativum des äußeren Schnabelhornes anlegt, wird die Coriumpapille der Abnutzungskante spitzer. Es werden auch mehr eigentliche Traghornzellen gebildet. Außer dieser Abnutzungskante des Traghornes finden wir nun noch weitere Kanten, die zur Abnutzung des inneren Mundhöhlenhornes dienen. So ist im einfachsten Fall eine mittlere Kante ausgebildet, wie wir sie bei sehr vielen Vögeln beobachten können (vgl. Fig. 21). Oft aber finden sich dicht neben der Schnabelkante eine Reihe anderer Kanten, die ihrer Funktion nach zum Festhalten und Entschälen der Nahrung dienen. Daher sind sie bei Körnerfressern sehr gut ausgebildet. Entsprechend ihrer Funktion ist auch ihre Abnutzungsweise. Wenn wir nämlich die Schichtung des Hornes in Form von Linien nachziehen, so erhalten wir ein eigenartiges System von Drucklinien (Fig. 22). Wir müssen hierbei beachten, daß das Mundhöhlenhorn sich fast immer in Form von Blättern abnutzt. Dieses bedeutet aber, daß die Hornzellen in einer Hornlamelle unter sich fester zusammenhängen als mit den Hornzellen der darunterliegenden Hornlamellen. In der Fig. 22 ist die Schichtung des Hornes, wie sie der Querschnitt durch den Oberschnabel eines Kanarienweibchens ergab, nachgezogen worden.

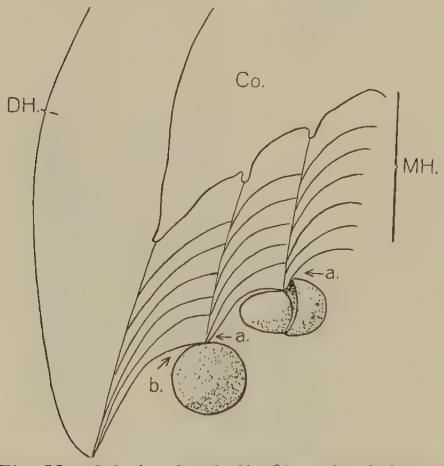


Fig. 22. Schnitt durch die Oberschnabelkante eines Kanarienvogels.

Ein Druck auf die äußere Schnabelkante wird z. T. durch das äußere Schnabelhorn aufgehoben, z. T. aber auch auf Grund der Lage der Traghornzellen zur Mundhöhlenmitte abgelenkt. Wenn auch dieses Abfedern des Druckes nur gering erscheint, so ist die daraus folgende Lage der Hornzellen doch von größter Bedeutung. Aus den

Querschnitten nämlich kann man erkennen, daß die Abnutzung in der Hauptsache immer kurz neben jeder Kante, und zwar zur Schnabelmitte hin erfolgt (Fig. 22 bei a).

Das hat seinen Grund einerseits darin, daß diese Hornzellen flach und englumig sind, andererseits aber darin, daß sie mit ihrer schmalen Seite zur Druckrichtung liegen. Die Hornzellen bei b., die mit ihrer flachen Seite zur Druckrichtung liegen, werden bei weitem nicht so leicht von der Abnutzung betroffen. Es geht dieses aus der oben erwähnten blätterartigen Beschaffenheit des Hornes hervor. Ein Druck auf die Kante der Hornblätter wirkt auflockernder, als ein Druck auf ihre Fläche. So werden also die Hornblättchen bei a entsprechend der Beanspruchung gelockert, gleichzeitig aber wird dem Teil b damit der feste Zusammenhang mit den darunterliegenden Hornblättchen genommen, und so kommt es zur Abschilfernng des äußeren ganzen Hornblättchens. Dadurch aber, daß die Zellen über b widerstandsfähiger sind, wird die Schärfe der Kante erhalten. Wird nun ein Samenkorn durch den Unterschnabel gegen eine solche Kante gedrückt, so hat der Teil des Samens, der auf b zu liegen kommt, einen festen Untergrund, der über a dagegen nicht. Dies wird eine Spaltung des Samens zur Folge haben. Die Fig. 22 macht uns auch die Art der Abnutzung bei a klar.

Außer dieser Art von Kanten finden wir oft noch andere im Mundhöhlenhorn ausgebildet. So sehen wir z. B. auf Querschnitten durch den Oberschnabel von *Bombycilla* mehr in der Mitte der Mundhöhle zu beiden Seiten je eine Kante auftreten, die man auch als Abnutzungskante des Mundhöhlenhornes deuten könnte. Verfolgen wir aber diese Kante an Hand von Querschnitten weiter zur Schnabelwurzel, so werden wir bald ihre Funktion gewahr. Wir sehen nämlich, daß diese Kante sich mehr zur Schnabelmitte umlegt. Dadurch aber wird eine Rinne gebildet. Diese Rinnenbildung wird noch erhöht durch zwei Zacken, die zu beiden Seiten die Rinne überwölben. Weiter zur Schnabelwurzel stoßen dann die beiden Zacken zusammen und bilden so einen Gang, der noch mit Horn ausgekleidet ist. Verfolgen wir diesen Gang, so bemerken wir bald eine Umbildung des Epithels in Drüsenzellen. Er führt in eine zu beiden Seiten der Mundhöhlenmitte liegende Drüse. Die dazugehörige Kante dient also mehr als Leitrinne für die Drüsensekrete und weniger als Abnutzungskante des Mundhöhlenhornes.

Dem Prinzip nach ist das Mundhöhlenhorn des Unterschnabels ähnlich dem des Oberschnabels ausgebildet, so daß ich mich hier

kurz fassen kann. In den meisten Fällen kommt es auch zur Ausbildung einer Tragzellenleiste. Nur ist diese meist nicht so stark wie im Oberschnabel ausgebildet. Am Unterschnabel der Taube z. B. können wir an der Schnabelwurzel auch einen Unterschied zwischen Mundhöhlenhorn und äußerem Schnabelhorn feststellen. Nur ist dieser Übergang nicht so plötzlich. Das äußere Schnabelhorn ragt noch ein Stück über das innere Mundhöhlenhorn. Fanden wir ferner im Oberschnabel die Tragzellenleiste durch zwei starke Coriumpapillen festgelegt, so ist hier die sich bildende Leiste noch selbst papillös. Erst allmählich begrenzt eine äußere Coriumpapille die Tragzellenleiste des Unterschnabels nach außen und gibt so die erste Trennung zwischen Traghorn und äußerem Schnabelhorn. Die Tragzellenleiste legt sich gleich dem Stratum germinativum des äußeren Schnabelhornes an. Dies mag daher kommen, daß das äußere Schnabelhorn an der Schnabelwurzel sich stark in die Mundhöhle umwölbt. Weiter zur Schnabelspitze zu liegt die Leiste dann ganz ähnlich der im Oberschnabel. Auch in der Mitte des Unterschnabels können wir eine Kante finden, wie z. B. bei *Turdus philomelos* Brehm oder *Bombycilla*. Ferner ist es interessant, daß wir, obwohl eine Tragzellenleiste gar nicht oder nur sehr schwach ausgebildet ist, trotzdem eine scharfe Schnabelkante finden können. Das hat seinen Grund in dem Vorhandensein von Traghorn, denn solches beobachten wir bei einer scharfen Schnabelkante auch bei Fehlen einer Tragzellenleiste stets. Bei *Turdus philomelos* z. B. finden wir an der Basis des Unterschnabels eine eigentliche Tragzellenleiste noch nicht ausgebildet. Zu beiden Seiten der Mundhöhlenmitte liegen die Basalzellen des Stratum germinativum zur Schnabelmitte gewandt. Sie sind verhältnismäßig klein. Dicht vor der Schnabelkante aber nehmen sie plötzlich an Länge zu und legen sich um, so daß sie jetzt zur Schnabelkante zeigen. Diese Stelle der Richtungsänderung der Basalzellen liegt wulstartig in das Corium versenkt. An der Kante des Schnabels befindet sich eine breite Coriumpapille, an deren Spitze auch die Basalzellen des Mundhöhlenhornes wieder kleiner werden, aber immer noch zur Schnabelkante gerichtet sind. Aus diesem Beispiel von *Turdus philomelos* sehen wir, daß die Umlagerung der Basalzellen mit der Bildung des Traghornes auf das engste verbunden ist. Erst dadurch kommen die Schichten des Mundhöhlenhornes flach an das äußere Schnabelhorn zu liegen und werden so zu Traghorn. Wird nun eine größere Menge an Traghornzellen erforderlich, wie z. B. im vorderen Schnabelteil, so kommt es zur Ausbildung einer Trag-

zellenleiste, die sich tief in das Corium einsenken kann. Die größere Menge des Traghornes muß aber auch entsprechend abgenutzt werden. So finden wir dann eine Abnutzungskante der Traghornzellen ausgebildet. Aber nicht nur in der Anordnung der Traghornzellen, sondern auch in der des äußeren Schnabelhornes ist die Ausbildung einer scharfen Schnabelkante bedingt. Ganz ähnlich wie im Mundhöhlenhorn legen sich in der äußeren Schnabelepidermis die Basalzellen kurz vor der Schnabelkante um. Erfolgt nun diese Umorientierung der Basalzellen schon ein ganzes Stück vor der Coriumpapille, die äußeres Horn und Traghornzellen scheidet, so legen sich die Zellen des äußeren Hornes sehr flach an das Traghorn an und haben fast die gleiche Form. Die Trennung dieser beiden Hornarten ist dann meist durch die Lage äußerer Hornzellen, die sich an der Spitze der Coriumpapille gebildet haben, bestimmt. Sie sind nicht so flach ausgebildet wie die Zellen des äußeren Hornes, die aus den zur Schnabelkante gerichteten Basalzellen hervorgegangen sind. Über diesen, fast parallel zu den Traghornzellen liegenden Hornzellen befinden sich andere, die in einem mehr oder weniger spitzen Winkel zu den Traghornzellen stehen. Es sind dieses die Hornzellen, die mehr auf dem Schnabelfirst ihren Ursprung haben. Ein typisches Beispiel für diese Art der Anordnung des Hornes bietet uns die Taube.

Ändern dagegen die Basalzellen des äußeren Stratum germinativum erst kurz vor der Coriumpapille ihre Richtung, so legen sich die Zellen des äußeren Hornes nicht so sehr flach an die Traghornzellen an. Dadurch aber wird der Winkel, den Traghornblätter und äußere Hornblätter miteinander bilden, nicht so spitz. Überhaupt ist hier der Unterschied zwischen äußerem Horn und Traghorn viel ausgeprägter. Die Zellelemente des äußeren Hornes, die an das Traghorn stoßen, sind gedrungener und liegen mit ihrer schmalen Seite den letzteren auf. Sie sind auch fester als die Traghornblätter. Dies zeigt sich an der helleren Farbe sowohl bei der Säurealizarin-Azan-, als auch bei der Haemalaun-Eosinfärbung. Durch die Lage der Basalzellen aber hat das äußere Horn eine der Abnutzung entsprechende Struktur erhalten. Die Blätter des Hornes liegen in einem mehr oder weniger spitzen Winkel zu dem Traghorn. Ein typisches Beispiel für diese Art der Ausbildung gibt uns *Erithacus*. Aus diesen beiden Haupttypen der Kantenbildung können wir deutlich die verschiedene Funktion erkennen, die äußeres Schnabelhorn und inneres Mundhöhlenhorn

bei der Erhaltung einer scharfen Schnabelkante haben. Die Zellen des äußeren Hornes bedecken als fester Belag das innere Traghorn. Ich nenne es daher in der Folge Deckhorn. Das Traghorn dagegen stützt von der Mundhöhlenseite her das Deckhorn. Fallen nun die Traghornzellen durch Abnutzung ab, so verlieren die Deckhornzellen ihren Halt. Da nun aber die Deckhornblätter in einem Winkel zu den Traghornblättern stehen, werden sie auch entsprechend abgestoßen, so daß wir stets eine scharfe Schnabelkante vorfinden. Das Verhältnis von Deckhorn zu Traghorn ist ein ganz ähnliches wie das von Schmelz zu Dentin bei den Schneidezähnen der Nager. Das festere Deckhorn entspricht dem Schmelz, das weichere Traghorn dem Dentin. Wir müssen nur noch hinzufügen, daß das festere Deckhorn selbst noch eine entsprechende Struktur besitzt, die für eine scharfe Schnabelkante sorgt.

Auch im Stratum germinativum des äußeren Schnabelhornes können wir eine Leiste finden. Sie entspricht der Leiste, die manche Autoren bei Embryonen als Lippenleiste bezeichnet haben. Mir lag nun nicht daran, ihre phylogenetische Herkunft zu ergründen, sondern vielmehr zu untersuchen, welche Rolle sie bei der Abnutzung der Schnabelkante spielt. Ich nenne sie, da sie Deckhorn liefert, Deckzellenleiste. Verfolgen wir einmal eine solche Deckzellenleiste am Oberschnabel von *Turdus philomelos* an Hand von Querschnitten. An der Basis des Oberschnabels finden wir im Stratum germinativum des äußeren Schnabelhornes ein besonderes Feld ausgebildet, das sich durch Länge der Basalzellen auszeichnet. Der Kern ist langgestreckt, liegt aber mehr in dem oberen Teil der Basalzelle. Die Basis dieser Zellen erscheint daher hell. Dieses Feld, anfangs recht weit ausgedehnt, zieht sich zur Schnabelspitze zu immer mehr zusammen.

Durch diese Zusammenziehung aber kommt es zu einer Einsenkung des Stratum germinativum in das Corium (Fig. 23). Es bildet sich eine Deckzellenleiste. Das Bindegewebe ist an dieser Stelle unter dem Stratum basale etwas dichter. Die Deckzellenleiste erfährt nun von der dorsalen Seite her eine Einbuchtung, während sich die ventrale Seite der Leiste zu einer geraden Linie streckt. Die dorsale Einbuchtung wird nach vorn zu immer stärker, so daß die Deckzellenleiste sich dicht an die Tragzellenleiste legt. Dadurch aber wird die Coriumpapille, die beide Leisten voneinander trennt, immer kleiner. Erst nachdem die Deckzellenleiste tiefer zu liegen kommt als die Tragzellenleiste, wird die Coriumpapille durch Ver-

schmelzung mit der dorsalen Einbuchtung der Deckzellenleiste wieder breiter. Eine solche Deckzellenleiste fand ich nicht nur gut ausgebildet im Oberschnabel von *Turdus philomelos*, sondern auch im Oberschnabel von *Bombycilla*, *Anthus* und *Passer*. Schwächer war sie entwickelt im Oberschnabel von *Erithacus* und vom Kanarienvogel. Im Unterschnabel konnte ich bei keinem Vogel eine eigentliche Deckzellenleiste finden, wenn auch manchmal die Stelle der Richtungsänderung der Basalzellen durch deren besondere Länge auffiel, wie z. B. bei *Turdus philomelos*. Was hat nun diese Deckzellenleiste bei der Abnutzung des Oberschnabels für eine Bedeutung? Durch die Lage der Basalzellen an der Leiste werden natürlich die Hornzellen eine entsprechende Lage erhalten. Sie liegen in einem Bogen. Dieses wird man nicht auf dem gleichen Querschnitt sehen, der die Deckzellenleiste trifft. Das Horn wandert nämlich, wie es die Tuschemarkenversuche ergaben parallel zum Schnabelfirst zur Schnabelkante. Demgemäß müssen wir diese im Bogen liegenden Deckhornzellen auch in den vorderen Schnitten finden, wo eine eigentliche Deckzellenleiste gar nicht mehr vorhanden ist (Fig. 24).

Fig. 23. Querschnitt durch die Keimschicht an der Schnabelkante von *Turdus philomelos*. ca. 220 : 1.

Da sich aber die Deckzellenleiste von der Schnabelbasis zur Schnabelspitze zu allmählich bildet und auch wieder allmählich verschwindet, schließen sich diese im Bogen liegenden Deckhornzellen gleichmäßig an das übrige Deckhorn an und wandern mit diesem

zur Schnabelkante. Ihre besondere Lage wirkt sich aber auch entsprechend in der Abnutzung aus. Dadurch, daß sie mit ihrer Fläche zur Schnabelkante liegen, werden sie schwerer abgestoßen. Es ist das gleiche Prinzip der Abnutzung, wie ich es weiter oben an den äußeren Mundhöhlenkanten des Kanarienvogels beschrieben habe. Die Schnabelkante wird dadurch stumpfer und kann auch nicht so leicht abgenutzt werden. Diese stumpfe Schnabelkante findet sich nicht direkt an der Schnabelspitze, sondern an beiden Seiten kurz davor.

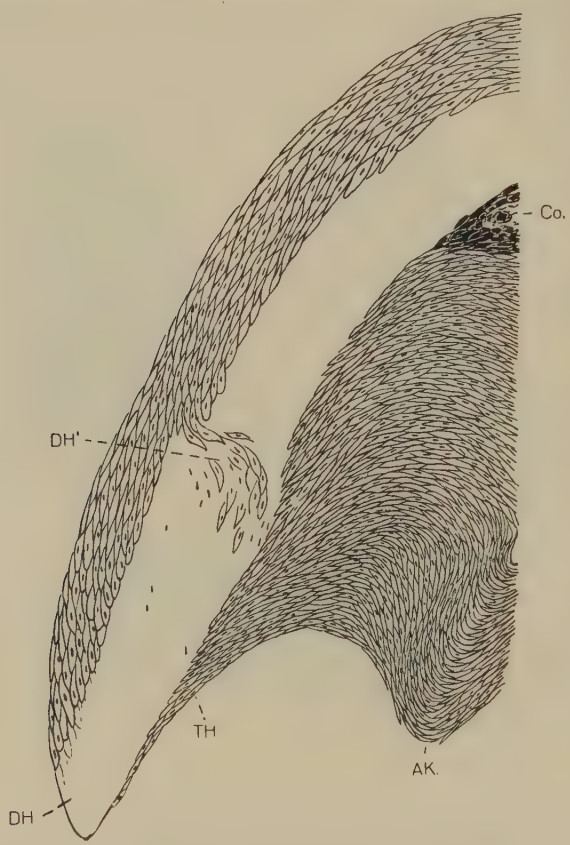


Fig. 24. Querschnitt durch die Spitze des Oberschnabels von *Anthus trivialis*. ca. 220 : 1.

Da diese bogenförmige Umlagerung sich nur auf einen kleinen Teil des Deckhorns erstreckt, wird die Abnutzung auch nur für eine kurze Strecke an der Schnabelkante verlangsamt. Sind dann diese Zellen der Deckzellenleiste abgenutzt, so bildet sich auch wieder eine scharfe Schnabelkante aus, wie es an der Spitze des Schnabels der Fall ist.

Die Schnabelspitze.

Die Tragzellenleiste kann nun, bevor sie sich an das Stratum germinativum der Deckzellen anlegt, durch eine neue Coriumpapille aufgespalten werden, wie wir dies auf der Fig. 20 sehen. Hier ist die eigentliche Abnutzungskante noch sehr weich, und das Horn hat stark lamellösen Charakter. Die Trennung des Traghornes vom

Mundhöhlenhorn erfolgt auf Grund des großen und plötzlichen Härteunterschiedes. Diese noch recht einfache Art der Abnutzung wird nun durch die neu auftretende Spaltung der Tragzellenleiste verbessert. Die Wirkung dieser Spaltung ist aber auch hier nicht auf dem gleichen Querschnitt zu sehen, denn auch das Traghorn wandert nach vorn. Auf Querschnitten also, die weiter zur Schnabelspitze hin liegen, bemerken wir, daß sich dort, wo auf unserem Schnitt die Zerreißung der Traghornblätter stattfand, eine neue Abnutzungskante bildet. Diese besteht aus härterem Horn und sorgt so dafür, daß an dieser Stelle die Trennung der Traghornzellen vom Mundhöhlenhorn eben durch Durchscheuern erfolgt. Diese Spaltung der Tragzellenleiste geht weiter vorn im Schnabel wieder zurück. Die alte Abnutzungskante tritt wieder in Funktion, da ja jetzt das Traghorn bis zu ihr vollkommen erhärtet ist. Der äußere Zipfel der Tragzellenleiste legt sich dann sehr dicht an das Stratum germinativum der Deckzellen an und wandert zum Schnabelfirst, bis er mit dem der gegenüberliegenden Seite zusammenstößt. Nicht immer kommt es zur Ausbildung einer neuen Abnutzungskante wie bei der Taube. So ist z. B. die Tragzellenleiste von *Bombycilla* nicht durch eine Coriumpapille aufgespalten, vielmehr ist an der Schnabelwurzel des Oberschnabels die Coriumpapille, die die Tragzellenleiste nach außen begrenzt, recht breit. Die innere Coriumpapille dagegen ist schmaler. Dadurch kommt die Tragzellenleiste mehr zur Schnabelmitte zu liegen. Dieses Größenverhältnis der beiden Papillen dreht sich nun im vorderen Teil des Schnabels um. Schon mit der Ausbildung der Deckzellenleiste, die hier nicht so stark wie bei *Turdus philomelos* ist, verlagert sich die Tragzellenleiste mehr und mehr nach außen. Es ist also jetzt die Coriumpapille breiter, die die Tragzellenleiste zur Schnabelmitte zu begrenzt. Noch bevor die Deckzellenleiste vollkommen verschwunden ist, bildet sich an der Außenseite der Tragzellenleiste ein einseitiger Zipfel aus, der sich dicht an das Stratum germinativum der Deckzellen anlegt (vgl. Fig. 21). Dieser ist anfangs in sich noch wieder gelappt. Im vorderen Teil des Schnabels aber ist er solid und wandert dicht an dem Stratum germinativum des äußeren Schnabelhornes zum Schnabelfirst, wo er sich unter Bildung einer Coriumpapille mit dem Zipfel der gegenüberliegenden Seite verbindet. Bemerkenswert ist noch die Ausbildung des Mundhöhlenhornes an der Schnabelspitze. Wir finden nämlich im hinteren Teil des Schnabels, in der Mundhöhlenmitte, eine ziemlich starke Kante ausgebildet, die offenbar durch die

gleiche Lage des Stratum germinativum zustande kommt. An der Spitze des Schnabels nun, etwa in der Höhe, wo die beiden Zipfel der Tragzellenleisten zusammenstoßen, wird der spitze Winkel, in dem die Keimschicht der Mundhöhlenmitte lag, immer mehr ausgeglichen. Das von ihr abgeschiedene Horn liegt daher auch nicht mehr in einem spitzen Winkel, sondern flach über ihr in recht lockeren Lamellen (Fig. 25). Dieser Keil lockeren Mundhöhlenhornes bewirkt neben dem übrigen festen Mundhöhlenhorn natürlich auch eine entsprechende Abnutzung.

Durch den plötzlichen Härteunterschied erfolgt eine Zerreißung der Hornlamellen. Das feste Mundhöhlenhorn verliert seinen Halt und wird bis zur Abnutzungskante abgestoßen. Auf diese Weise wird die sehr starke Kante der Mundhöhlenmitte ausgeglichen.

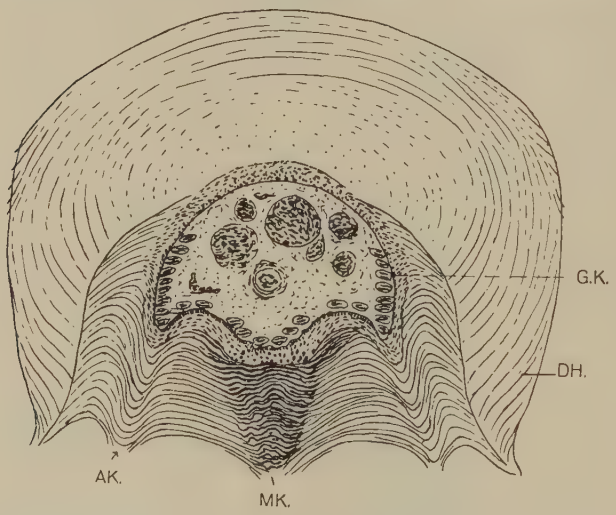


Fig. 25. Querschnitt durch die Spitze des Oberschnabels von *Bombycilla garrula*. ca. 60 : 1.

Fanden wir bei der Taube und *Bombycilla*, daß der äußere Zipfel der Tragzellenleiste sich dicht an die äußere Keimschicht anlegte, so ist bei *Turdus philomelos* die Coriumpapille, die ihn von der äußeren Keimschicht trennt, bedeutend tiefer. Dadurch aber erscheinen die Zipfel der Tragzellenleiste länger und stoßen demgemäß auch viel früher zusammen. Fig. 26 zeigt einen Querschnitt kurz nach der Verbindung der beiden Tragzellenzipfel.

Wir sehen, daß über der Verbindungsstelle noch eine deutliche und ziemlich breite Coriumpapille bleibt. Ferner ist bemerkenswert, daß die dorsalen Zellen des Verbindungsstückes mehr würfelartig sind und weite Interzellularen aufweisen. Ventral dagegen finden

wir in der Mitte des Verbindungsstückes eine Einbuchtung, und die Basalzellen sind mehr spindelförmig, wie wir sie auch weiter an den Seiten finden. Es ist nun interessant, daß die Keimschicht hier an den Seiten zwei verschiedene Zellagen aufweist. Gleich über den schräg zur Schnabelkante gerichteten Basalzellen begegnen wir Zellen, die parallel zur unteren Kante der Keimschicht liegen. Über ihnen befinden sich nach außen Zellen, die sich flach an die Deckhornzellen anlegen. Diese spitzwinkelige Lage der Zellen ist aus der Zipfelbildung der Tragzellenleiste zu erklären. Weiter zur Schnabelspitze hin wird die dorsale Coriumpapille immer kleiner

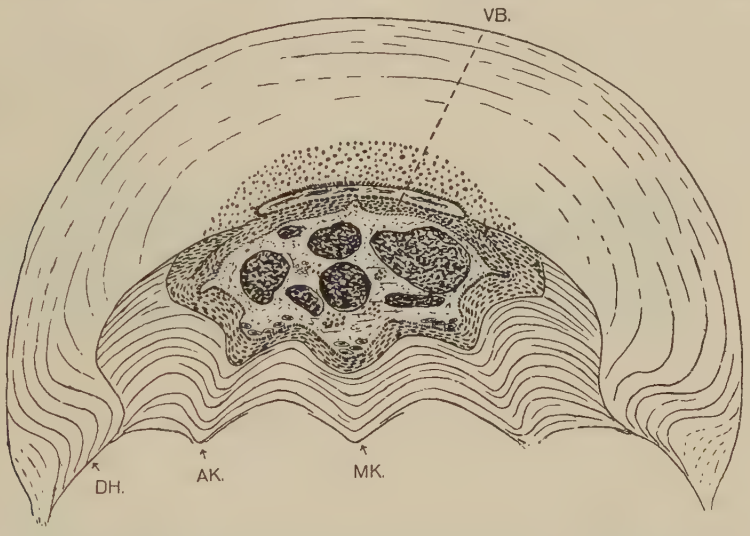


Fig. 26. Querschnitt durch den Oberschnabel von *Turdus philomelos* kurz nach Vereinigung der beiden Tragzellenzipfel. ca. 60 : 1.

und verschwindet schließlich ganz. Dadurch kommt das Traghorn auch dorsal direkt an das Deckhorn zu liegen. Da die Traghornzellen aber nach den beiden Schnabelkanten gerichtet sind, müssen sie am Schnabelfirst divergieren (vgl. auch Fig. 27). Auf der Fig. 26 sehen wir die bogenförmige Lage der Deckhornblätter an der Schnabelkante, die durch die oben erwähnte Deckzellenleiste hervorgerufen wurde. Das Traghorn geht auch gar nicht bis zur Schnabelkante. Trotzdem aber verlieren die Deckhornblätter nicht ihren Halt, da ihr unterer, scharf im Bogen liegender Teil gewissermaßen das Traghorn vertritt, denn er ist genau so gerichtet wie dieses.

Im Unterschnabel wird die Tragzellenleiste dort, wo sie ausgebildet ist, ein ähnliches Verhalten zeigen wie im Oberschnabel. Allgemein läßt sich sagen, daß die Ausbildung des Unterschnabels stets dem jeweiligen Typ des Oberschnabels entspricht. So legt sich z. B. auch im Unterschnabel von *Bombycilla* der Zipfel der Tragzellenleiste dicht an die Keimschicht der Deckhornzellen an. Überhaupt entspricht die Lage des Deckhornes zu dem Traghorn im wesentlichen der des Oberschnabels, auch wenn im Unterschnabel keine Deckzellenleiste zur Ausbildung kommt. Ferner beobachten wir bei *Turdus philomelos*, daß die Tragzellenleiste des Unterschnabels entsprechend der des Oberschnabels weit und zipfelartig ausgezogen ist. Dadurch aber bildet sich auch im Unterschnabel bei der Vereinigung der beiden Leisten eine dorsale, größere Coriumpapille als im Unterschnabel von *Bombycilla*. Auch die spitzwinkelige Lage der

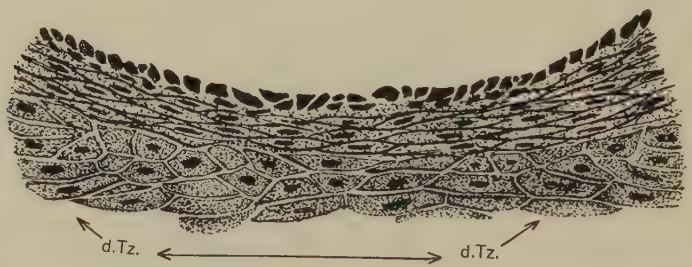


Fig. 27. Querschnitt durch die Keimschicht des Schnabelfirstes vom Unterschnabel von *Turdus philomelos*. ca. 480 : 1.

Tragzellen an der Seite des Schnabels und demgemäß das Divergieren der Tragzellen am Schnabelfirst kurz nach Zusammentritt der Tragzellenleisten ist im Unterschnabel genau wie im Oberschnabel ausgebildet. Fig. 27 zeigt die Lage der Tragzellen am Schnabelfirst.

Direkt über den Basalzellen der Keimschicht liegen die Tragzellen flach. Zu beiden Seiten des Schnabelfirstes aber sieht man lange Zellen, die zu den flachen in einem spitzen Winkel liegen. Diese Zellen nun legen sich direkt an die Deckhornzellen an und wandern mit diesen zur Schnabelkante. Im Oberschnabel ist die Divergenz dieser Zellen noch auffallender, da die indifferenten Zellen der Mitte fast ganz fehlen.

Allgemein unterscheidet sich der Unterschnabel vom Oberschnabel dadurch, daß er nicht so gewölbt ist wie der letztere, und

daß die Tragzellen schmäler sind. Dadurch aber, daß der ganze Unterschnabel im Querschnitt flacher erscheint, sind die Abnutzungskanten auch meist nicht so stark ausgebildet.

Wir haben bisher den Verlauf der Tragzellenleiste an Hand von Querschnitten verfolgt. Wir konnten feststellen, daß die Tragzellenleiste an der Keimschicht des äußeren Schnabelhornes zum Schnabelfirst wanderte und sich dort, unter Bildung einer dorsalen Coriumpapille, mit der Leiste der gegenüberliegenden Kante verband. Die dorsale Coriumpapille müssen wir also auf einem Medianschnitt durch den Schnabel in ihrer Länge getroffen vorfinden. Dies ist auch der Fall, wenn wir z. B. einen Medianschnitt durch den Oberschnabel von *Erithacus* betrachten (Fig. 28).

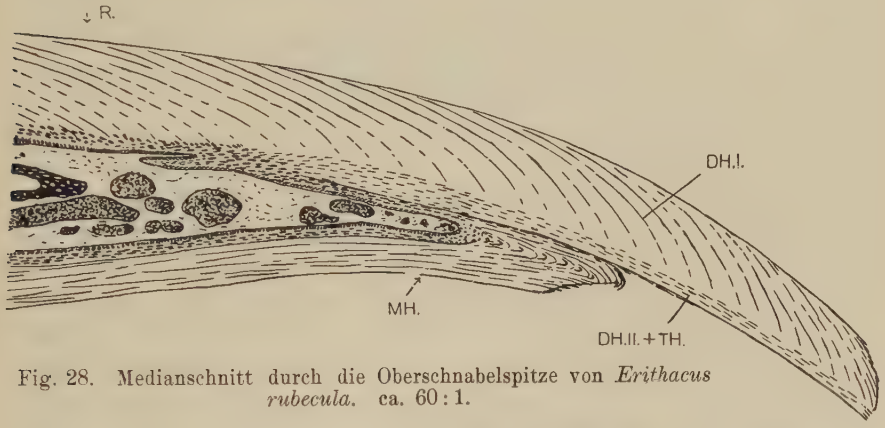


Fig. 28. Medianschnitt durch die Oberschnabelspitze von *Erithacus rubecula*. ca. 60 : 1.

Ganz links in der Figur sehen wir in der dorsalen Keimschicht, daß die Basalzellen noch zur Schnabelwurzel gewandt sind. Aus ihnen gehen die Hornzellen hervor, deren Blätter schräg nach hinten gewandt sind und ganz außen liegen. Es sind diese also einwandfrei Deckhornzellen. Vor der im Längsschnitt getroffenen Tragzellenleiste können wir ähnlich wie auf den Querschnitten eine Umlagerung der Basalzellen feststellen. Die anfangs nach hinten gerichteten Basalzellen der dorsalen Keimschicht wenden sich plötzlich nach vorn und liegen ganz flach dem Corium auf. Sie bilden die Hornzellen, die sich flach unter die Deckhornblätter legen. Sie haben also scheinbar die Funktion von Traghornzellen. Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, daß sich die Zellen der Tragzellenleiste dicht an diese anlegen und von ihnen kaum zu unterscheiden sind. Etwas ähnliches ist uns aber schon einmal bei der

Besprechung der Querschnitte begegnet. Wir hatten gesehen, daß, wenn die Umlagerung der Basalzellen des äußeren Stratum germinativum verhältnismäßig weit vor der Tragzellenleiste erfolgte, die Deckhornzellen sich flach an die Traghornzellen anlegten. Ein Beispiel hierfür bildete die Taube. Die Deckhornzellen, und zwar auch die flacher zu den Traghornzellen liegenden, waren aber immer noch durch zwei Faktoren von den Traghornzellen zu unterscheiden. Einerseits trennte sie die verschiedene Färbung, andererseits aber eine Hornlage, deren Zellelemente mehr würfelförmig waren, und die an der Spitze der äußeren Coriumpapille der Tragzellenleiste gebildet wurde. Daß nun diese bei *Erithacus* flach unter den Deckhornblättern liegenden Zellen nicht allein echte Traghornzellen sind, ist darin begründet, daß sie auch schon von den Basalzellen vor der Tragzellenleiste abgeschieden werden, und daß sie widerstandsfähiger sind. Nur von den Zellen, die von der Tragzellenleiste selbst abgeschieden werden, können wir mit Bestimmtheit sagen, daß sie Traghornzellen sind. Die Lage flacher Zellen unter den eigentlichen Deckhornzellen setzt sich also aus zwei Zellarten zusammen, aus umgewandelten, flachen Deckhornzellen und aus Traghornzellen. Ich nenne diese flachen Zellen des äußeren Schnabelhornes daher Deckhorn 2. Ordnung, während ich die der äußeren Blätter Deckhorn 1. Ordnung nenne. Schon im Unterschnabel von *Erithacus* kann man diese beiden Hornarten dadurch unterscheiden, daß sie in einem spitzen Winkel zueinander liegen. Ich werde auch die Gelegenheit haben an Hand eines Medianschnittes durch den Unterschnabel von *Bombycilla*, bei dem der Unterschied zwischen Deckhorn 2. Ordnung und dem Traghorn noch ausgeprägter ist, meine oben aufgestellten Behauptungen zu beweisen. Vorerst aber möchte ich die Lage und Abnutzungsweise des Deckhornes 1. Ordnung auf Grund eines schönen Beispieles besprechen, das mir *Apus* lieferte. Ein Medianschnitt zeigt auch hier, daß die Basalzellen der dorsalen Keimschicht auf der Schnabelmitte nach hinten gerichtet sind. Weiter zur Schnabelspitze hin erfolgt dann die Umlagerung, und zwar von einer sehr schwer zu erkennenden, dünnen Tragzellenleiste. Aus den zur Schnabelwurzel gerichteten Basalzellen geht auch hier das Deckhorn erster Ordnung hervor. Dieses wird von dem Deckhorn 2. Ordnung und dem Traghorn aufgenommen und zur Schnabelspitze getragen. An Hand eines Medianschnittes durch die Schnabelspitze (Fig. 29) kann ich nun zeigen, daß die Lage der schräg zur Schnabelwurzel gerichteten

Basalzellen auch wirklich der Lage der Deckhornblätter 1. Ordnung entspricht. Wir sehen, daß die Deckhornblätter nicht parallel zur Oberfläche, sondern immer schräg nach außen abschilfern.

Auf unserer Abbildung freilich sind sie nur gelockert; aber gerade daraus, wie sie sich gelockert haben, geht hervor, daß die Hornzellen mit ihrer flachen Seite weniger fest zusammenhängen als mit ihrer schmalen. Auf Grund dieses Satzes können wir von Hornblättern, d. h. von einer Struktur des Hornes sprechen. Diese Struktur des Hornes ist aber für die Art der Abnutzung des Schnabels von größter Wichtigkeit. Es ist dasselbe Problem, wie ich es oben bei der Abnutzung der Traghornzellen und des Mundhöhlenhornes behandelte.

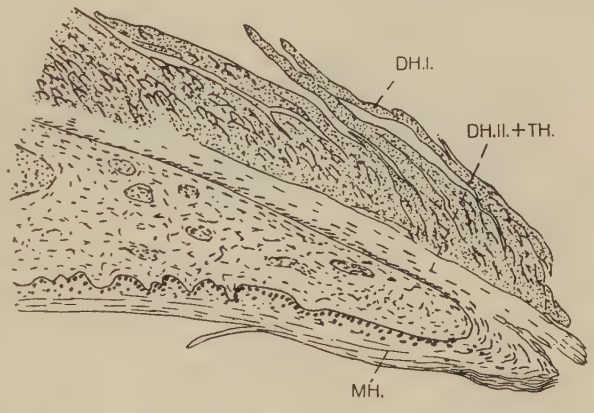


Fig. 29. Medianschnitt durch die Oberschnabelspitze von *Apus apus*. ca. 220 : 1.

Bemerkenswert ist ferner an diesem Medianschnitt durch die Schnabelspitze von *Apus*, daß auch hier das Deckhorn 2. Ordnung von dem eigentlichen Traghorn nur sehr schwer zu unterscheiden ist. Daß das Deckhorn 2. Ordnung sehr widerstandsfähig ist, ist daraus zu ersehen, daß es an der Spitze des Schnabels fast ganz frei steht. Vielleicht ist es in diesem Fall sogar widerstandsfähiger als das Deckhorn 1. Ordnung, so daß es selbst die eigentliche Schärfe des Schnabels ausmacht. Das Mundhöhlenhorn wird von dem Traghorn infolge der ventralen Coriumpapille getrennt, die ziemlich weit bis zur Schnabelspitze geht. Dadurch kommt das Mundhöhlenhorn in einen Winkel zu liegen, dessen Spitze abgeschliffen wird. Diese Coriumpapille endet nun meist nicht sackförmig, sondern kann in viele kleine Papillen aufgespalten werden, wie z. B. im Oberschnabel der Taube. Im Unterschnabel der Taube ist diese Coriumpapille deutlich zweizipfelig, so daß das Mundhöhlenhorn an der Schnabelspitze eine mittlere, feste Leiste erhält. Es sei nur erwähnt, daß

die verschiedene Ausbildung der Coriumpapille natürlich auch eine entsprechende Struktur des Mundhöhlenhornes bewirkt. In diesen Papillen finden wir oft Tastkörperchen und stets viele Blutkapillaren. Diese Blutgefäße sorgen für eine reichliche Nahrungszufuhr. Das Mundhöhlenhorn behält einen lamellösen, weichen Charakter. In dem äußeren Schnabelhorn der Deckhornzellen werden wir niemals Coriumpapillen finden, es sei denn an der Basis des Schnabels wie z. B. bei der Taube. Die Deckhornzellen sterben schnell ab und sind hart und widerstandsfähig, die Zellen des Mundhöhlenhornes werden meist lange Zeit mit Nahrungsstoffen versorgt und bleiben weich und lamellös.

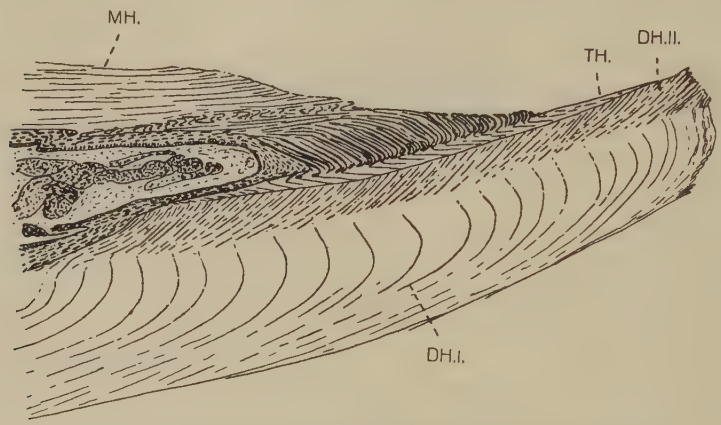


Fig. 30. Medianschnitt durch die Unterschnabelspitze von *Bomoycilla garrula*. ca. 60 : 1.

Um nun den Unterschied zwischen dem Deckhorn 2. Ordnung und dem Traghorn zu klären, wollen wir einen Medianschnitt durch den Unterschnabel von *Bombycilla* betrachten (Fig. 30). Auch hier sehen wir die Deckhornblätter 1. Ordnung bogenförmig nach außen liegen. Unter diesen, d. h. also mehr zur Mundhöhle hin, liegen die Deckhornzellen 2. Ordnung. Sie liegen nicht so flach wie z. B. die aus dem Oberschnabel von *Erithacus* und *Apus*. Wir sehen auch deutlich, daß sie nicht von der Tragzellenleiste, sondern von Zellen noch vor der Tragzellenleiste stammen. Die eigentlichen Traghornzellen legen sich flach an die Deckhornzellen 2. Ordnung an. Dadurch kommt ein mehr oder weniger spitzer Winkel zwischen beiden Zellgattungen zustande, wie wir ihn am Unterschnabel von *Erithacus* beobachten konnten. Wird dieser Winkel nun fast gleich Null, so

liegen diese zwei, ihrer Herkunft nach ganz verschiedenen Zellarten, parallel und sind kaum zu unterscheiden (vgl. Fig. 28 u. 29). Dadurch, daß nun die Traghornblätter abgenutzt werden, wird den Deckhornblättern die verbindende Stütze genommen, und sie schilfern entsprechend ihrer Lage ab. Das Traghorn wird von dem übrigen Mundhöhlenhorn getrennt, indem der Bogen vor der Coriumpapille abgeschliffen wird (Fig. 30). Auch ist das Mundhöhlenhorn vor der Coriumpapille weicher als die Traghornblätter. Hinzu kommt noch, daß das Mundhöhlenhorn sich in einem kleinen Knick an das Traghorn anschließt. Dadurch ist die Trennungsmöglichkeit zwischen Mundhöhlenhorn und Traghorn natürlich noch erhöht. Die Traghornblätter selbst werden wahrscheinlich bei der Nahrungsaufnahme abgestoßen. Im Oberschnabel dagegen wirkt auch die Spitze des Unterschnabels bei der Abnutzung des Traghorns mit. Dieses war sehr gut an einem Längsschnitt durch den Schnabel von *Accipiter* zu beobachten (Fig. 31).

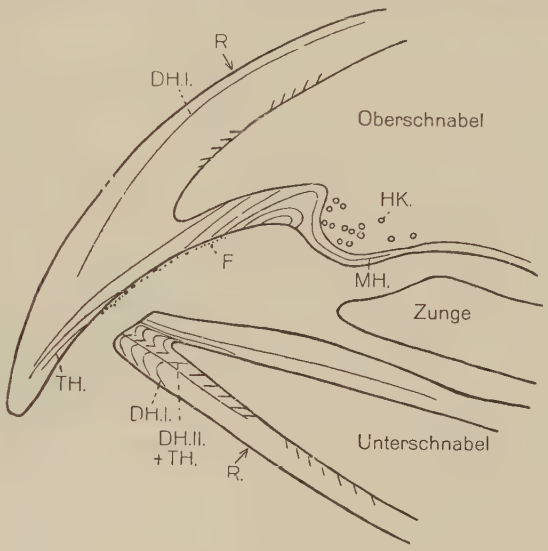


Fig. 31.
Schema der Schnabelabnutzung von *Accipiter nisus*.

Der Unterschnabel zeigt nicht ganz den normalen Typus der Ausbildung. Wir finden kurz vor der Schnabelspitze eine Umlagerung der Basalzellen der äußeren Keimschicht und die Ausbildung von Trag- und Deckhorn. Das Deckhorn 1. und 2. Ordnung legt sich bogenförmig an das Tragkorn an. Eine eigentliche Tragzellenleiste fand ich auf einem Medianschnitt nicht vor, während sie auf Sagittalschnitten wulstartig angedeutet ist. Interessant aber war, daß in dem Gebiet, dessen Basalzellen Traghorn lieferten, kleine Blutkapillaren in das Stratum germinativum hineingingen. Die Basalzellen dagegen, die das Deckhorn lieferten, waren klein und gleichmäßig gegen das

Corium abgeschlossen. Betrachten wir nun das Traghorn des Oberschnabels an der Stelle, wo es die Spitze des Unterschnabels berührt, so bemerken wir deutlich eine Zerreißung der Traghornblätter (vgl. Fig. 31). Dadurch, daß die Traghornblätter infolge der Trennung mit ihrer schmalen Seite nach außen zu liegen kommen, bleiben an dieser Stelle Fremdkörper leichter haften und begünstigen durch Reibung die Trennung der Traghornblätter. Letztere werden auch schon entsprechend angelegt, indem ihre Basalzellen nicht nach vorn, sondern mehr schräg in die Mundhöhle zeigen. Die Traghornblätter werden nun von dem übrigen Mundhöhlenhorn durch eine Bildung getrennt, die wir bisher bei keinem der besprochenen Schnabeltypen

Fig. 32. Faltung des inneren Mundhöhlenepithels von *Accipiter nisus*. ca. 60 : 1.

vorfanden, und die neben der Lage der Traghornzellen auch zu der Krümmung des Schnabels beitragen mag. Wir sehen nämlich im Inneren des Oberschnabels eine mächtige Faltung des Mundhöhlenepithels (vgl. Fig. 32).

Ganz links in der Abbildung sehen wir noch die bezeichnende Lage der Traghornblätter. Dann aber machen diese infolge der Faltung einen scharfen Bogen und gehen plötzlich in das weiche Mundhöhlenhorn über. Durch den scharfen Bogen werden die Traghornblätter abgetrennt und schilfern ab. Daß an dieser Stelle starke Druckunterschiede auftreten, können wir auch daraus erkennen, daß hier im Corium die HERBST'schen Körperchen stark gehäuft sind.

Nachdem ich so an Hand von Beispielen einen allgemeinen Einblick in das Prinzip des Wachstums des Vogelschnabels gegeben habe, möchte ich zu der Besprechung des Spechtschnabels übergehen. Entsprechend seiner starken Beanspruchung ist im Spechtschnabel auch für eine starke Nahrungszufuhr gesorgt. Ich mazerierte den Oberschnabel von *Chrysoptelus melanochloris* in einer Lösung von 1 g Natriumsulfid in 40 ccm Aqua dest. Dadurch konnte ich das äußere Schnabelhorn von dem Corium und dem Mundhöhlenhorn loslösen. Das Mundhöhlenhorn mit dem Corium färbte ich dann in Boraxkarmin und erhielt das in Fig. 33 wiedergegebene Bild.

Wir sehen, daß die Coriumpapille fast ganz von Blutgefäßen erfüllt ist. Nicht ganz vorn an der Schnabelspitze, sondern etwas mehr zur Schnabelmitte hin, bemerken wir an den Seiten Gefäß-

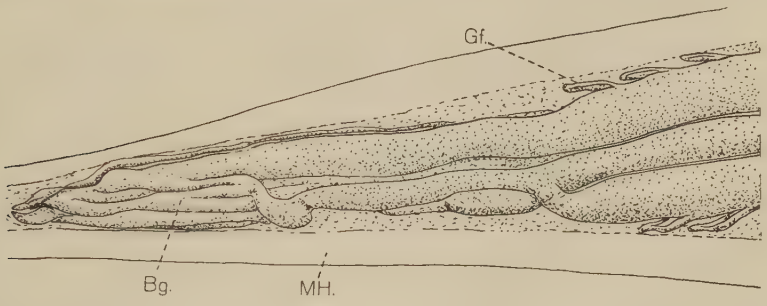


Fig. 33. Corium und Mundhöhlenhorn von *Chrysoptelus melanochloris*. ca. 10 : 1.

schlingen, die seitlich nach vorn in die Coriumpapillen der Schnabelkante gehen. Das äußere Schnabelhorn gab mir dagegen Aufschluß über die Lage der Deckhornblätter. Unter einer flachen Lage von Oberflächenhorn, die sich leicht von dem übrigen Deckhorn ablöste, lagen die Deckhornblätter in einem spitzen Winkel zur Schnabelmitte gerichtet. Diese Lage kam auch auf einem Frontalschnitt durch den Ober- bzw. Unterschnabel von *Picus superciliaris* zum Ausdruck (Fig. 34). Wir sehen, daß die Hornelemente in der Mitte und somit auch an der Schnabelspitze quer zur Längsachse des Schnabels stehen, während die Deckhornblätter an der Seite schräg nach hinten liegen.

Die Hornelemente an der Schnabelspitze werden einem von vorn wirkenden Druck mehr Widerstand bieten als die Elemente der seitlichen Deckhornblätter, und zwar deswegen, weil sie senkrecht zur Druckrichtung orientiert sind. Die Deckhornblätter der Seite

liegen dagegen schräg zur Druckrichtung. Wie ich aus dem Mazerationspräparat von *Chrysoptelus melanochloris* ersehen konnte, sind sie auch nicht so hart wie die Zellen der Mitte. Die Hornzellen an der Spitze und auf dem Schnabelfirst bildeten eine feste, äußerst widerstandsfähige Einheit. So bemerken wir dann auch auf unserem Frontalschnitt ein sehr festes Kernstück, das sich bei Azanfärbung sehr hell färbt. In seinen Hornzellen war eine Körnelung zu beobachten, die meines Erachtens nicht nur von Pigment, sondern auch von quergetroffenen, hornartigen Fädchen herrührte. Um nun zu verstehen, wie es zu der Ausbildung dieses harten Schnabelfirstes kommt, muß ich an das anknüpfen, was ich bei einem Querschnitt durch die Schnabelwurzel von *Dryobates* besprochen habe. Wir sahen, daß die Basalzellen des Schnabelfirstes divergierten. Diese strahlenförmige Divergenz der Basalzellen wird noch dadurch erhöht, daß sich am Schnabelfirst des Oberschnabels in der Epidermis eine Rinne bildet. Es sei nur nebenbei erwähnt, daß die Kerne der Basalzellen auf einem Querschnitt durch den Oberschnabel eines frischflüggen *Dryobates* an ihren beiden Enden eine Vakuole aufwiesen, von der aus das Chromatin fadenförmig ausstrahlte. Der Lage der Basalzellen entspricht auch die Lagerung der Hornzellen auf dem Schnabelfirst. Sie divergieren ebenfalls, sind aber gleichzeitig nach hinten gerichtet. An den Seiten des Schnabels sind die Basalzellen schräg zur Kante gewandt. Ferner können wir dann in der Keimschicht selbst eine bogenförmige Umorientierung der Zellen beobachten, so daß die Deckhornblätter wie in der üblichen Weise schräg zur Schnabelkante und nach außen gerichtet sind. Im vorderen Teil des Schnabels wird die dorsale Rinne dann

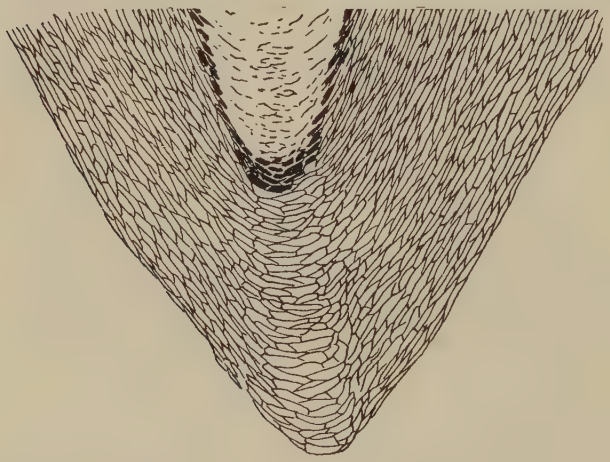


Fig. 34. Frontalschnitt durch die Oberschnabelspitze von *Picus superciliaris*. ca. 108 : 1.

wieder ausgeglichen (Fig. 35). An beiden Seiten des Schnabels sehen wir die Deckhornblätter auch hier schräg nach außen liegen. Auf dem Schnabelfirst dagegen bemerken wir den festen Kern von Deckhorn, der sich fast gar nicht färbte. Die Zellgrenzen waren nur sehr schwer zu unterscheiden. Immerhin konnte man erkennen, daß gleich über dem Traghorn eine Schicht von Deckhornzellen lag, die mit ihrer schmalen Kante dem Traghorn auflag. Es sind die Deckhornzellen 2. Ordnung. Hier nur sehr schwach ausgebildet, fand ich sie im Unterschnabel sehr stark ausgeprägt. Über diesen lagen die äußeren Hornzellen des festen Kernstückes so, wie ich es in der Figur durch gestrichelte Linien angedeutet habe.

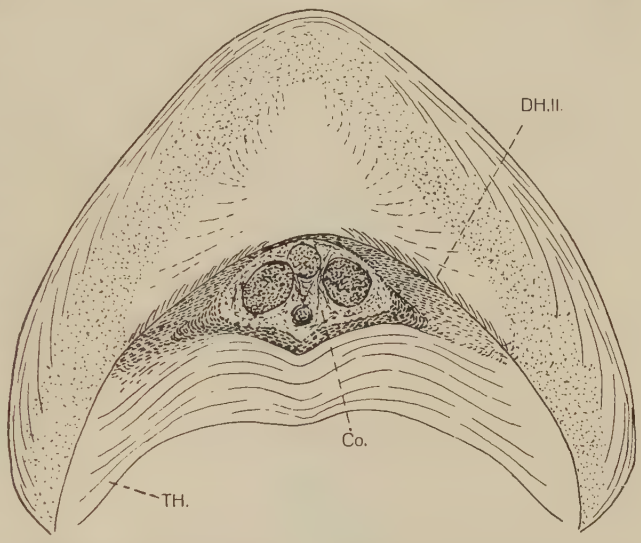


Fig. 35. Querschnitt durch den Oberschnabel von *Dryobates maior*. ca. 60 : 1.

Wir müssen aber immer hierbei bedenken, daß die Hornzellen selbst noch sehr stark nach hinten gerichtet sind. In der Mitte des festen Kernstückes waren die Zellen mehr polyedrisch, und wie Frontalschnitte ergaben, liegt ihre längste Achse senkrecht zur Medianlinie des Schnabels (Fig. 34). Wir können also in diesem festen Kernstück eine meißelförmige Anordnung der Deckhornzellen erkennen, wie sie für das stete Scharfbleiben des Spechtschnabels von Wichtigkeit ist. Was nun das Mundhöhlenhorn betrifft, so können wir allgemein sagen, daß es zur Ausbildung einer starken Tragzellenleiste bei den von mir untersuchten Spechten nicht kommt. Sie bleibt meist rudimentär. Eine schwache Abnutzungskante finden wir in der Mitte des Mundhöhlenhornes. Bei *Calolophus miniatus* fand ich außerdem in der Schnabelmitte eine wulstartige Epidermis-

einsenkung, die der Tragzellenleiste der übrigen Vögel homolog ist. An Stelle der wenig entwickelten Tragzellenleiste sind meist die Basalzellen an der äußeren Coriumkante sehr stark ausgezogen. Sie stehen in innigem Verband mit dem Bindegewebe, so daß für eine starke Ernährung der Tragzellen gesorgt ist. Diese faserartig ausgezogenen Basalzellen der Tragzellenkeimschicht fand ich besonders stark im Oberschnabel von *Calolophus miniatus* ausgebildet. An der Spitze des Schnabels verlieren diese Zellen jedoch an Länge und das Corium wird von einem starken Blutgefäß verdrängt. Auch in der Fig. 35 sehen wir, daß das Bindegewebe von starken Blutgefäßen erfüllt ist. Neben diesen Blutgefäßen fand ich hier kleine, runde, plasmaarme Bindegewebszellen, die vielleicht mit der starken Stoffzufuhr des Spechtschnabels in Beziehung stehen. Ihr Kern ist klein. Um die beiden Außenkanten des Coriums liegen die Tragzellen im Bogen herum, während sie sich mehr an den Seiten direkt an die Deckhornzellen anschließen.

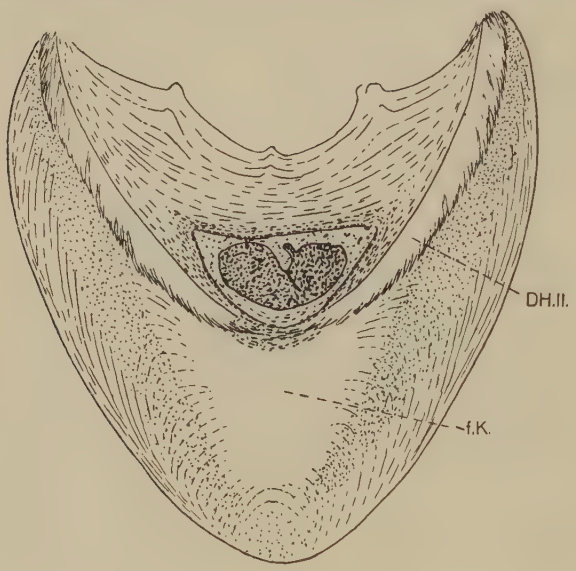


Fig. 36. Querschnitt durch den Unterschnabel von *Dryobates maior*. ca. 60 : 1.

Auch im Unterschnabel können wir ein strahlenförmiges Divergieren der Deckzellen am Schnabelfirst beobachten. Die Zellen der seitlichen Keimschicht der Deckhornzellen weisen eine gleiche, bogenförmige Umlagerung auf, wie im Oberschnabel (Fig. 37). Die Rinne, die die Epidermis des Oberschnabels am Schnabelfirst bildete, ist im Unterschnabel nicht so stark ausgebildet. Das, was aber den Unterschnabel besonders auffällig vom Oberschnabel unterscheidet, ist das Deckhorn 2. Ordnung.

Wenn wir z. B. auf einem Querschnitt durch die Unterschnabelmitte die Basalzellen der äußeren Keimschicht vom Schnabelfirst her verfolgen, so bemerken wir, daß sie sich kurz vor der Schnabelkante noch schärfer zu dieser umlegen (Fig. 37 *R*). Es entspricht diese Stelle der Umorientierung der Basalzellen, wie ich sie z. B. auch im Oberschnabel von *Erithacus* und anderen beschrieben habe. Aus diesen scharf zur Schnabelkante gerichteten Basalzellen geht nämlich das Deckhorn 2. Ordnung hervor. Es legt sich dicht unter die Deckhornblätter 1. Ordnung und wandert mit diesen zur Schnabelkante. In dem Präparat von *Leuconerpes candidus*, das mit Säurealizarin-Azan behandelt wurde, färbte es sich glashell mit etwas bläulichem Schimmer. Es besteht aus sehr festen Zellen von länglich schmaler Gestalt im Querschnitt. Dicht unter ihnen liegt dann unmittelbar das Traghorn. Es ist nun interessant, daß sich zur Schnabelspitze hin die Bildungsstelle dieser Deckhornzellen 2. Ordnung immer mehr zum Schnabelfirst verlagert, so daß sie mit der gegenüberliegenden Seite zusammenstößt (Fig. 36).

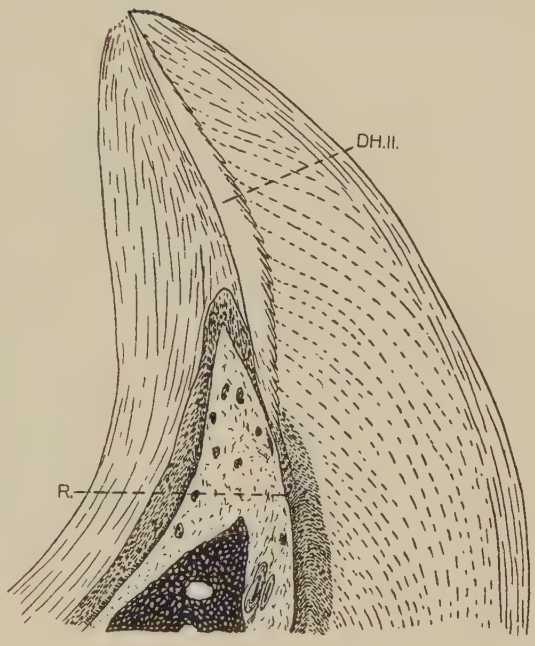


Fig. 37. Querschnitt durch die Unterschnabelkante von *Leuconerpus candidus*. ca. 60 : 1. Nach Präparat etwas schematisiert.

In der Unterschnabelspitze liegt das Deckhorn 2. Ordnung als einheitliche Schicht unter dem Deckhorn 1. Ordnung.

Die Embryologie des Schnabels.

Wenn ich nun in dem folgenden Teil zur embryologischen Beschreibung des Vogelschnabels übergehe, so lag mir in der Hauptsache daran, die Trag- und Deckzellenleisten in ihrer Entstehung

zu verfolgen. Neben einer Entwicklungsreihe des Kanarienvogels stand mir eine solche von *Turdus merula L.* zur Verfügung. Ferner besaß ich verschiedene Entwicklungsstadien von *Fringilla coelebs* L., *Picus viridis* L., *Dryobates maior* (L.), *Dryocopus martius* (L.).

An einem 7 Tage alten Embryo vom Kanarienvogel bemerken wir auf einem Medianschnitt noch keine Tragzellenleiste. An der Schnabelspitze liegen die Kerne der Basalzellen der Epidermis nicht direkt an der Basis der Zellen, so daß die Epidermis an ihrer inneren Fläche einen helleren Rand aufweist. Dieses gilt sowohl für den Oberschnabel als auch, freilich in geringerem Maße, für den Unterschnabel. In der Epidermis finden wir noch viele Teilungsstadien. In den Basalzellen sind die Kerne oval und langgestreckt, während sie nach außen zu mehr runde Form annehmen. Über ihnen liegt nun auf der Epidermis eine Schicht flacher Zellen, die sich etwas dunkler färben. Ich möchte diese nach Tjeenk Willink Oberhäutchen nennen.

Im Oberschnabel des 7 Tage alten Embryos finden wir die Anlage des Eizahnes schon recht weit ausgebildet. Direkt über den Basalzellen liegen polyedrische Zellen, die nach außen zu in mehr längliche, ovale Zellen übergehen. Diese Zellen stehen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche und nehmen in diesem Stadium noch sehr stark Eosin an. Sie bilden den späteren Eizahn. Über ihnen liegt dann in dicker Schicht das hier noch einheitliche Epitrichium mit dem Oberhäutchen. Das Epitrichium besteht aus polyedrischen Zellen mit stark granuliertem Inhalt. Daneben ist in ihnen noch deutlich ein Kern zu erkennen. Nach beiden Seiten des Eizahnes nimmt das Epitrichium beträchtlich an Dicke ab, bis es schließlich ganz verschwindet. Das Oberhäutchen ist auf dem Eizahn weit auseinander gezogen, und nur seine schmalen, stark gefärbten Zellen zeigen, daß es noch vorhanden ist. Dicht unter der Epidermis finden sich im Corium viele Blutkapillaren.

Auf einem Medianschnitt durch einen 10 Tage alten Kanarienembryo bemerken wir im Oberschnabel sowie im Unterschnabel eine Epidermiseinsenkung an der Schnabelspitze.

Die Epidermiseinsenkung ist im Unterschnabel etwas schmaler und nicht so stark ausgebildet wie im Oberschnabel. Über der Epidermiseinsenkung ist das Epitrichium stärker granuliert und auch etwas dicker als zu beiden Seiten dicht daneben. Das Oberhäutchen liegt etwas dunkler gefärbt über dem Epitrichium. Was nun den Eizahn betrifft, so bemerken wir, daß auch im Unter-

schnabel ein solcher angelegt ist. Nur liegen hier die Zellen mit ihrer längsten Achse noch mehr oder weniger parallel zur Oberfläche. Sie sind bis auf ihre äußerste Zone auch dunkel gefärbt. Im Oberschnabel dagegen sind die Zellen des Eizahnes hellgelb (Azanfärbung). Sie stehen meist senkrecht zum Stratum basale der Epidermis. Der Eizahn wird von einem starken Epitrichium bedeckt, das aber an

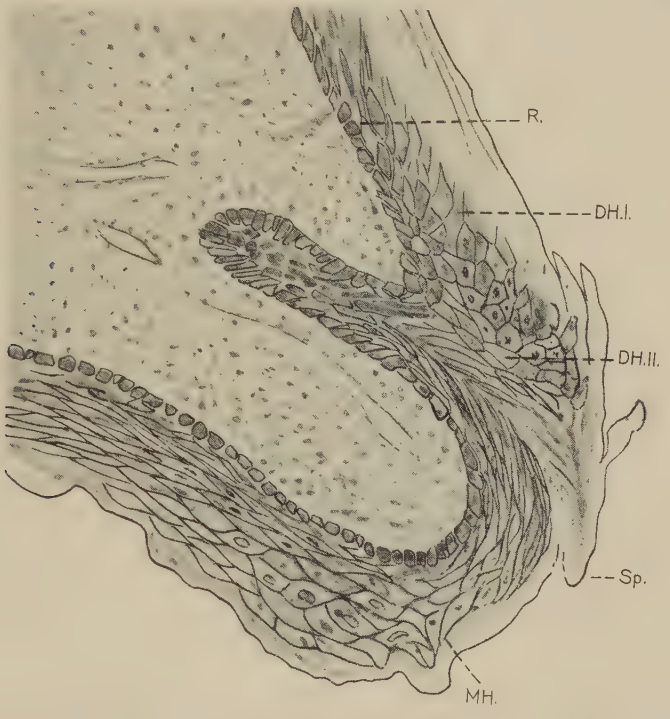


Fig. 38. Medianschnitt durch die Oberschnabelspitze eines gerade geschlüpften Kanarienvogels. ca. 108 : 1.

seiner Spitze abgescheuert sein kann. Ein Oberhäutchen ist auf dem Epitrichium des Eizahnes nicht mehr vorhanden.

Daß nun die Epidermiseinsenkung sowohl an der Oberschnabel- als auch an der Unterschnabelspitze des 10 Tage alten Embryos der späteren Tragzellenleiste entspricht, sehen wir an einem Medianschnitt durch den Schnabel eines gerade geschlüpften Kanarienvogels. Fig. 38 zeigt einen solchen Medianschnitt durch die Oberschnabelspitze. Wir können hier vor der Tragzellenleiste schon eine deutliche Umlagerung der Basalzellen der dorsalen Keimschicht beobachten.

Die zur Schnabelwurzel gerichteten Basalzellen liefern die Deckhornzellen 1. Ordnung, die zur Schnabelspitze gerichteten die Deckhornzellen 2. Ordnung. Es folgt dann die verhältnismäßig starke Tragzellenleiste. Wir sehen also in diesem Stadium schon eine deutliche Trennung in Traghornzellen und Deckhornzellen. Wir finden sogar die Ausbildung von Deckhornblättern und die erste Andeutung einer Schnabelspitze.

Auch der Unterschnabel zeigt schon eine Differenzierung in Trag- und Deckhornzellen. Die Umlagerung der Basalzellen des äußeren Hornes erfolgt hier ganz kurz vor der Tragzellenleiste. Die Tragzellenleiste selbst ist sehr schmal. Obwohl schon Deckzellblätter vorhanden sind, kann man doch von einer Andeutung einer Schnabelspitze noch nicht reden.

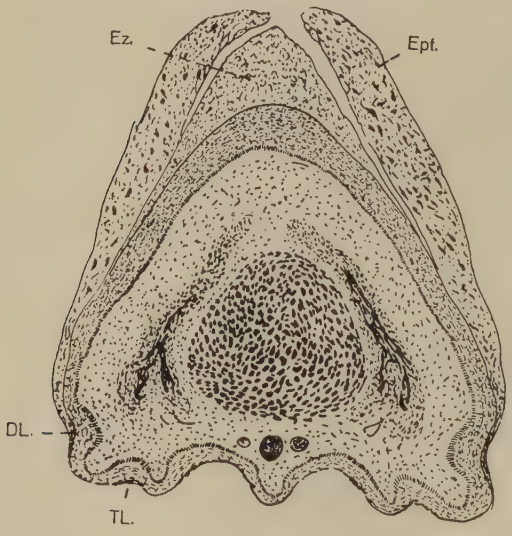


Fig. 39. Querschnitt durch den Oberschnabel eines 9 Tg. alten Embryos von *Turdus merula*. ca. 60 : 1.

Wir haben bisher die Entwicklung des Schnabels nur an Hand von Medianschnitten betrachtet, um eben das Zustandekommen der Schnabelspitze zu verfolgen. Ich möchte nun zur Betrachtung der embryonalen Schnabelkante übergehen und werde diese an Hand von Querschnitten durch den Schnabel von *Turdus merula* besprechen.

Auf Querschnitten durch die Oberschnabelspitze eines 9 Tage alten Embryos können wir schon deutlich Tragzellenleisten erkennen. Sie sind verhältnismäßig breit und stoßen mit ihrem inneren Zipfel vorn in der Schnabelspitze zusammen. Die dadurch gebildete dorsale Coriumpapille ist größer als die ventrale. — Ein ähnliches Verhältnis dieser beiden Papillen konnte ich an einem 11 Tage alten *Passer dom.* feststellen. — Bald nach der Trennung der beiden Tragzellenzipfel macht sich an den Außenseiten des Schnabels ein Feld be-

merkbar, das sich immer mehr zusammenzieht und sich schließlich zur ersten Anlage der Deckzellenleiste ausbildet (Fig. 39).

Die Tragzellenleisten sind hier schon wieder kleiner geworden. Es ist bemerkenswert, daß das Epitrichium über den Tragzelleisten etwas stärker ist. Auch über den Deckzelleisten ist das Epitrichium stark. Ob es nun infolge der Deckzelleisten so dick ist, ist schwer zu entscheiden, da es zum Schnabelfirst allgemein an Stärke zunimmt. Ich muß mich mit der Beschreibung des Epitrichiums etwas eingehender befassen, weil Tjeenk Willink annimmt, daß durch den Fortfall des Epitrichiums scharfe Schnabelränder entstehen. Er schreibt bezugnehmend auf Embryonen von *Gallinula chloropus*:

„Während das Epitrichium bei einem Embryo mit einer Kopflänge von 16 mm nur an den Seiten des Schnabels vorkommt, findet es sich bei den älteren Embryonen auch in der Mundhöhle und erreicht in der Basis der Zahnleisten eine ansehnliche Dicke.

Bei den Embryonen mit einer Kopflänge von 27 und 29 mm ist das Epitrichium sehr locker mit der unterliegenden Hornscheide verbunden und fällt, wie auch aus den Zahnleisten, leicht weg, wodurch dann tiefe Furchen und scharfe Schnabelränder entstehen."

Und ferner:

„Die Embryonen von *Oedicnemus crepitans* lieferten ähnliche Resultate wie diejenigen von *Haematopus ostralegus*. Besonders deutlich war aus diesen Präparaten ersichtlich, daß die kleineren Höhlen im Epitrichium der Zahnleisten sich bei älteren Embryonen zu größeren Höhlen vereinigt hatten.

Durch das Verschwinden des Epitrichiums entstehen auch hier tiefe Furchen in der Basis der Zahnleisten und scharfe Schnabelränder."

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen kann ich mich nicht der Auffassung Tjeenk Willink's anschließen. Wohl mag durch den Fortfall des Epitrichiums die Einbuchtung an der Zahnleiste, d. h. der Tragzellenleiste, tiefer werden, die Schnabelkante aber bleibt trotzdem abgerundet. Eine Höhlenbildung im Epitrichium konnte ich an meinen Embryonen nicht feststellen. Zwar fand ich, daß bei einem gerade geschlüpften Embryo von *Fringilla coelebs* das Horn und die obersten Zellen der Keimschicht über den Tragzellleisten recht locker waren. Ein Epitrichium war natürlich nicht mehr vorhanden. Interessant war an diesem Embryo ferner, daß die Tragzellen- und Deckzellenleisten nicht so sehr breit, sondern vielmehr schmal und tief in das Bindegewebe von der Mundhöhle

her hineingingen. Die Deckzellenleisten spalteten sich auffallenderweise von den Tragzellenleisten ab und gingen dann seitlich in die äußere Keimschicht über. Auch hier konnte von einer scharfen Schnabelkante nicht die Rede sein. Eine scharfe Schnabelkante tritt, wie wir es oben gesehen haben, erst mit der Scheidung in Trag- und Deckhorn auf.

Über die Lippenleisten, d. h. Deckzelleisten, schreibt Tjeenk Willink:

„Die Lippenleisten kommen nur während einer kurzen Periode des embryonalen Lebens bei *Gallinula chloropus*, *Haematopus ostralegus*, *Oedicnemus crepitans* und *Numenius* zur Ausbildung. Ihre Deutung ist schwer; entweder sind sie rudimentäre Organe oder sie entstehen bloß als sekundäre Produkte der Zahnleisten."

Von den Zahnleisten schreibt Tjeenk Willink:

„Wir sehen also, daß bei *Gallinula chloropus*, *Sterna hirundo*, *Sterna cantiaca*, *Haematopus ostralegus*, *Oedicnemus crepitans* und *Numenius* in der Mundhöhle, nebst vielen anderen Leisten und Verdickungen 2 laterale Leisten, die sog. Zahnleisten zur Ausbildung gelangen. Bei *Numenius* kommen diese Leisten nur während einer kurzen Zeit des embryonalen Lebens vor, bei *Limosa aegocephala* endlich fehlen sie ganz."

Ganz richtig schließt Tjeenk Willink, daß die Zahnleisten mit der Bildung einer scharfen Schnabelkante in Beziehung stehen, denn *Limosa* besitzt runde Schnabelränder und hat daher keine Zahnleisten. Nur die Art, wie sich Tjeenk Willink das Zustandekommen der scharfen Schnabelränder vorstellt, ist m. E. nicht richtig. Die Schärfe der Schnabelkante folgt nicht aus dem Fortfall des Epitrichiums, sondern aus dem Vorhandensein von Trag- und Deckhornzellen. Die übrigen Leisten des Schnabels vergleicht Tjeenk Willink mit den Zahnleisten und sagt:

„Ich glaube, daß die Leisten einzig und allein in Beziehung stehen zum Verhornungsprozesse des Schnabels. Die Verdickung und Verhornung der Epidermis findet nicht gleichmäßig und überall zu gleicher Zeit statt, sondern es entstehen zuerst Leisten, welche breiter werdend untereinander in Verbindung treten und die dicke Epidermis und schließlich auch die Hornscheide entstehen lassen. Dies erhellt auch daraus, daß die Leisten bei älteren Embryonen größtenteils verschwunden sind, und die Epidermis hier gleichmäßig dick ist. Bei den jungen Embryonen sind die Leisten noch am

deutlichsten, wie uns *Gallinula chloropus*, *Haematopus ostralegus*, *Oedicnemus crepitans*, *Limosa aegocephala* und *Numenius* zeigen."

Ich glaube nicht, daß die Zahnleisten den anderen Leisten der Mundhöhle morphologisch gleichwertig sind. Wir haben im Hauptteil meiner Arbeit gesehen, daß die Leisten nicht alle nur zum Festhalten dienen, sondern daß jede ihren bestimmten Bau und ihre entsprechende Funktion hat. Wir unterscheiden eine Abnutzungskante für das Traghorn, ferner Kanten zum Festhalten und Spalten der Nahrung, Leitkanten für die Drüsensekrete und schließlich eine mittlere Abnutzungskante des Mundhöhlenhornes.

Ich muß nun noch eine Differenzierung des Epitrichiums erwähnen, die ich an einem Embryo von *Turdus merula* beobachten konnte. Es betrug bei diesem Embryo der Abstand zwischen Mundwinkel und Oberschnabelspitze 9 mm, der zwischen Mundwinkel und

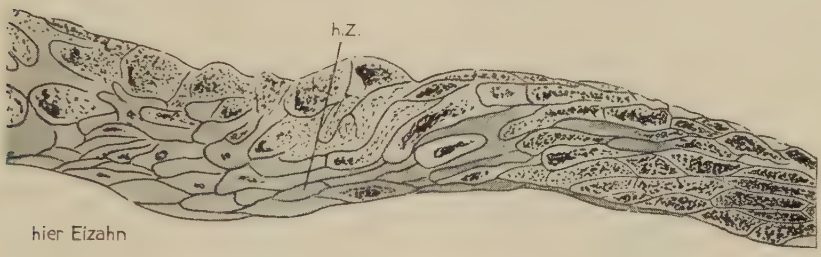


Fig. 40. Querschnitt durch das Epitrichium des Eizahnes eines Embryos von *Turdus merula*. ca. 400 : 1.

Unterschnabelspitze 8 mm. Betrachten wir das Epitrichium an einem Querschnitt, der durch die Spitze des Eizahnes geht, so fällt uns auf, daß es am Schnabelfirst in andere Zellen übergeht. Das Epitrichium besteht an den Schnabelkanten aus mehr länglichen Zellen mit stark granuliertem Inhalt, der sich mit Säurealizarin-Azan rötlich färbt. Dort dagegen, wo sich das Epitrichium dem Eizahn anlegt, verlieren seine Zellen das stark granulierte Aussehen und färben sich homogen blau (Fig. 40).

Nur ganz außen liegen noch typische Epitrichialzellen, wie wir sie an der Seite des Schnabels finden. Es scheint also diese Umwandlung der Zellen des Epitrichiums in einem Zusammenhang mit der Ausbildung des Eizahnes zu stehen. Es ist bei diesem Embryo ferner interessant, daß auch im Unterschnabel auf dem Schnabelfirst eine Anlage eines Eizahnes vorhanden ist. Waren die Zellen des Eizahnes des Oberschnabels mehr länglich und senkrecht nach außen

gewachsen, so ist die Anlage des Eizahnes des Unterschnabels mehr breit und auseinandergezogen. Die Zellen liegen flach zur Oberfläche. Das Epitrichium zeigt das gleiche Verhalten wie im Oberschnabel. Auch hier finden sich auf der Anlage des Eizahnes die blaugefärbten Zellen.

Betrachten wir nun einen Medianschnitt durch den Oberschnabel eines gerade geschlüpften Embryos von *Turdus merula*, so bemerken wir, daß die Basalzellen vor der Tragzellenleiste recht hoch sind und zur Schnabelwurzel gerichtet liegen. Kurz vor der Tragzellenleiste werden sie wieder kleiner und sind zur Schnabelspitze gewandt. Dieses Feld hoher Basalzellen bildet die Deckhornblätter 1. Ordnung, die in ihrer typischen Lage unter den Resten des Eizahnes deutlich zu erkennen sind. Die Tragzellenleiste des Unterschnabels liegt etwas mehr zur Mundhöhle, so daß also die dorsale Coriumpapille stärker ist als im Oberschnabel. Bei der Betrachtung von Querschnitten durch den Oberschnabel einer ca. 7 Tage alten *Turdus merula* fällt uns auf, daß die Tragzellenleiste an der Spitze des Schnabels in sich noch wieder sehr stark aufgespalten ist. Auf dem in Fig. 41 wiedergegebenen Schnitt sehen wir, daß sie sehr starke Coriumpapillen aufweist. Das gleiche Verhalten der Tragzellenleiste konnte ich auch an dem gerade geschlüpften Embryo von *Turdus merula* feststellen. Auf unserem abgebildeten Schnitt sehen wir ferner, daß die Abnutzungskante der Traghornblätter sehr stark ausgebildet ist.

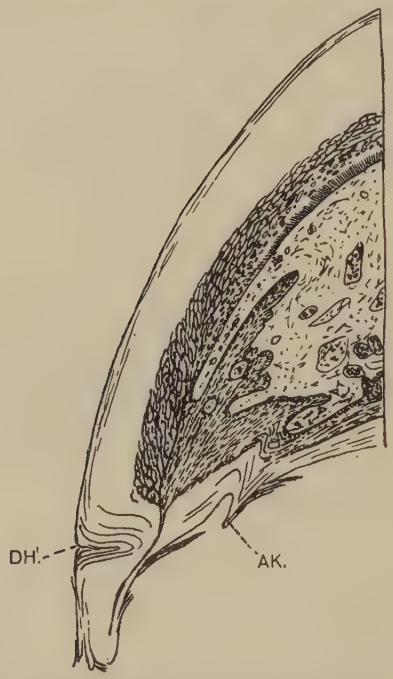


Fig. 41. Querschnitt durch die Oberschnabelhälfte einer ca. 7 Tg. alten *Turdus merula*. ca. 72 : 1.

Trotzdem aber ist hier die Schnabelkante noch abgerundet. Die äußersten Deck- und Traghornblätter sind noch nicht abgenutzt. Weiter zur Schnabelspitze dagegen ist die Schnabelkante schon etwas schärfer. Das hat folgende Gründe:

1. Bei den Embryonen geht die äußere Coriumpapille, die die Tragzellenleiste von den Deckhornzellen trennt, sehr tief, d. h. fast bis zur Schnabelkante, in das Horn hinein. So kommt es zu einer scharfen Trennung zwischen Trag- und Deckhornzellen.

2. Auch schon in diesem Stadium müssen wir eine Wanderung des Schnabelhornes zur Schnabelspitze annehmen, so daß sich die Art der Ausbildung unserer abgebildeten Tragzellenleiste erst weiter vorn entsprechend auswirken kann.

3. Es ist auch eine Deckzellenleiste ausgebildet. Diese bewirkt infolge des Jugendstadiums einen viel stärkeren Bogen der Deck-

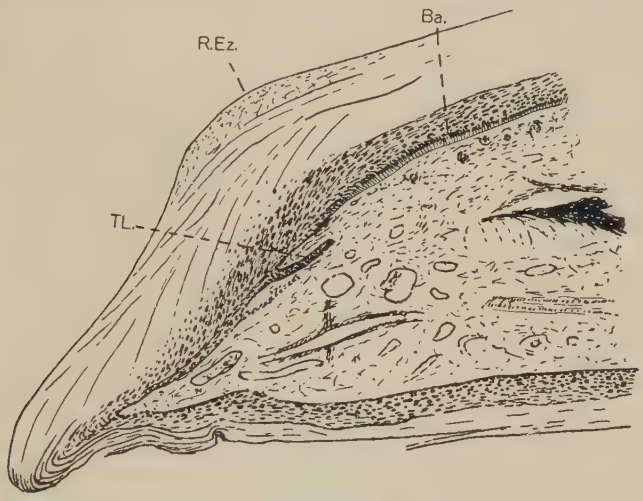


Fig. 42. Medianschnitt durch den Oberschnabel einer ca. 7 Tg. alten *Turdus merula*. ca. 60 : 1.

hornblätter als beim erwachsenen Vogel (vgl. Fig. 41). Dadurch aber sind die vor ihr liegenden Deckhornblätter nur sehr locker mit dem übrigen Deckhorn verbunden und fallen auch leichter ab, so daß an der Spitze des Schnabels die eigentliche Schärfe erst nach Abnutzung des bogenförmigen Deckhornteiles erreicht ist.

Fig. 42 zeigt einen Medianschnitt durch die Oberschnabelspitze einer 7 Tage alten *Turdus merula*. Ebenfalls bemerken wir hier die Feldbildung der Basalzellen vor der Tragzellenleiste, die sehr dünn in das Corium hineingeht. Unter den Resten des Eizahnes beobachten wir die Deckhornblätter 1. Ordnung, die auch hier die bekannte Lage einnehmen. Ein Medianschnitt durch den Unterschnabel

ähnelt sehr stark dem durch den Oberschnabel. Es ist eine gleiche Feldbildung der Basalzellen zu beobachten.

Nachdem ich so die Hauptmerkmale bei der Entwicklung der Trag- und Deckzelleiste gegeben habe, möchte ich auf Grund der mir zur Verfügung stehenden Embryonen die Entwicklung des Spechtschnabels besprechen.

An einem ca. 5 Tage alten Embryo von *Picus viridis* konnte ich auf dem Oberschnabel schon eine deutliche Anlage des Eizahnes beobachten. Die Zellen des Eizahnes waren mehr polyedrisch und hatten einen großen Kern. Nach außen zu waren sie von einem Epitrichium bedeckt. An der Spitze des Ober- und Unterschnabels bemerkte ich eine Einbuchtung, die ich für die erste Anlage einer Tragzellenleiste halten möchte. Leider stand mir hiervon kein weiteres Material zur Verfügung, so daß ich diese Annahme nicht sicherstellen konnte.

Eine bestimmte Orientierung der Basalzellen konnte ich an Frontalschnitten durch den Oberschnabel eines 1 Tag alten *Dryocopus martius* beobachten. Direkt an der Spitze des Schnabels sind die Basalzellen noch klein, während sie zu beiden Seiten an Größe zunehmen und nach hinten gerichtet sind. Dicht unter der Keimschicht, besonders an der Spitze, finden wir viele Blutkapillaren. Über der Keimschicht liegt dann die Hornschicht, die ihrerseits wieder noch von einer besonderen Schicht bedeckt ist. Diese Schicht zeichnet sich dadurch aus, daß sie sehr starke Zellwände besitzt. Der Inhalt ihrer Zellen ist bis auf ein helles Bläschen granuliert, das ich auf den Rest des Kernbläschens zurückführen möchte. Auf Längsschnitten durch den Oberschnabel fiel die besondere Stärke der Keimschicht der Mundhöhle auf. Auch dorsal, aber nur vorn an der Spitze, waren die Basalzellen etwas größer als die darauffolgenden. Sie bilden wahrscheinlich die erste Anlage der Traghornzellen.

An Sagittalschnitten durch den Oberschnabel eines 8 und 10 Tage alten *Dryobates maior* bemerken wir deutlich die Ausbildung von Deckhornblättern. Sie sind wie immer bogenförmig nach hinten gerichtet. Auch Traghornzellen sind schon vorhanden. Dieses tritt besonders auf Querschnitten zutage. So sehen wir z. B. auf einem Querschnitt dicht vor der Spitze des Oberschnabels an dem Stratum germinativum der Schnabelseiten eine wulstartige Erhebung in das Corium hineinragen. Es ist dieses die Stelle, an der die Traghornzellen gebildet werden. Auch liegen hier die Traghornblätter, wenn man schon von solchen sprechen darf, im Bogen. Die Traghornzellen

nämlich, die mehr an der Coriumkante des Schnabels gebildet werden, liegen parallel zur unteren Kante der Keimschicht, während die oberen Traghornzellen der Schnabelseite sich dicht an die Deckhornzellen anlegen. Es sind ganz ähnliche Verhältnisse, wie ich sie später am Unterschnabel eines 21 Tage alten *Dryobates maior* besprechen werde (vgl. Fig. 43). Nur ist bei dem 8 bzw. 10 Tage alten *Dryobates maior* die Keimschicht noch papillöser. Dieses gilt nicht nur für die Keimschicht des Traghornes, sondern auch für die des Deckhornes, wenn auch nur in geringerem Maße. Unter den Deckzellen können wir schon in diesem Stadium solche 1. und 2. Ordnung unterscheiden. Auch finden wir am Schnabelfirst die erste Andeutung einer Rinnenbildung und damit auch den Anfang der meißelartigen Umlagerung der Deckhornzellen.

Wenn wir nun zu der Betrachtung des Schnabels eines 21 Tage alten *Dryobates maior* übergehen, so werden wir diese eben erwähnten Verhältnisse noch bedeutend ausgeprägter vorfinden. Längsschnitte zeigen die übliche Anordnung von Trag- und Deckhorn. Die bogenförmige Lage der seitlichen Traghornblätter muß natürlich auch auf Sagittalschnitten zum Ausdruck kommen. Das gleiche gilt für die Deckhornblätter, denn auch sie sind, wie wir an Querschnitten gesehen haben, im Bogen gelagert. Wir mußten immer nur noch dabei beachten, daß sie außerdem noch sehr stark nach hinten gerichtet sind. Wir sahen ferner, daß auch in der Spitze des Spechtschnabels die Bildungsstelle des Traghornes an den Seiten des Schnabels hochwanderte, bis sie mit der der gegenüberliegenden Seite zusammenstieß. Dieses muß nun auch auf einem Frontalschnitt zum Ausdruck kommen. Die Deckzellen werden an einer Stelle, die auf Frontalschnitten auf der Seite liegt, von den flachen Tragzellen aufgenommen. Diese Aufnahme der Deckzellen durch die Tragzellen liegt auf Frontalschnitten, die mehr zur Mundhöhle liegen, weiter von der Schnabelspitze entfernt als auf Frontalschnitten, die mehr zum Schnabelfirst gehen; denn die Bildungsstellen des Traghornes stoßen erst weiter vorn in der Schnabelspitze zusammen.

Zum Schluß möchte ich nun noch in der Hauptsache an Hand von Querschnitten den Unterschnabel eines 21 Tage alten *Dryobates maior* besprechen. Ich möchte hierbei von einem Querschnitt ausgehen, den wir in der Fig. 43 wiedergegeben finden.

Wir sehen an den Seiten des Schnabels die Keimschicht wulstartig in das Corium hineinragen. Nach außen zeigen die Traghornblätter die typische, bogenförmige Lage. Verfolgen wir nun einmal

diese Lage der Traghornzellen zur Schnabelspitze hin, so bemerken wir, daß die äußeren Hornzellen, d. h. also die, die sich an die Deckhornzellen anlegen, überwiegen. Mehr zur Schnabelwurzel hin

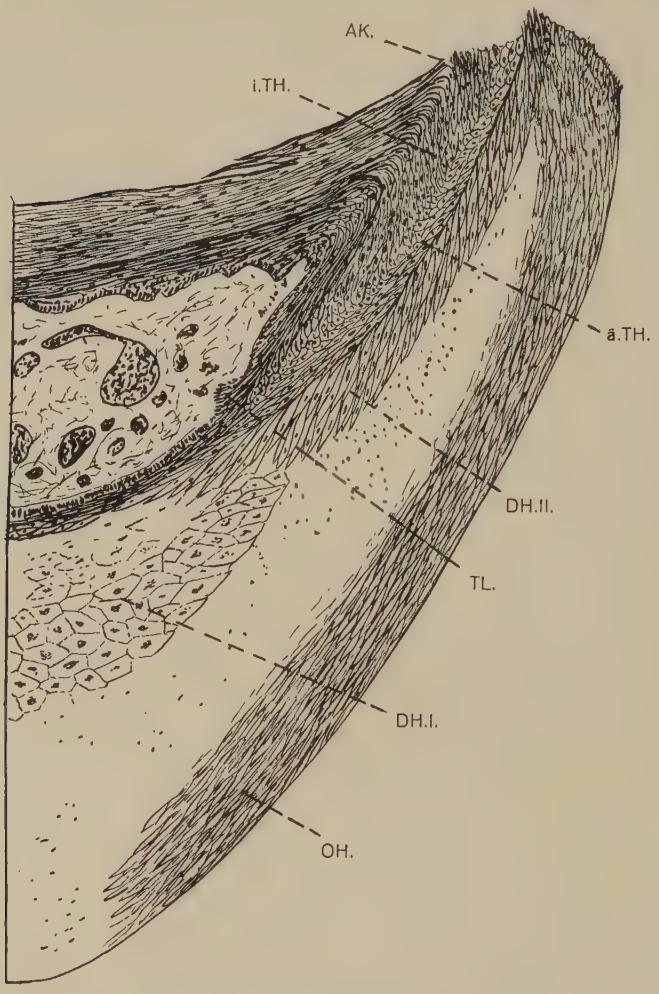


Fig. 43. Querschnitt durch die Unterschnabelhälfte eines 21 Tg. alten *Dryobates maior*. ca. 130 : 1.

überwiegen die inneren Traghornzellen, d. h. die Zellen, die mehr zur Coriumkante liegen. Die wulstartige Erhebung im Stratum germinativum der Tragzellen entspricht der Tragzellenleiste der übrigen Vögel. Sie hat sich also fast ganz in das äußere Stratum

germinativum versenkt. Zur Schnabelspitze zu wandert sie nach oben und stößt mit der der gegenüberliegenden Seite zusammen, so daß wir unter dem Deckhorn 2. Ordnung auch am Schnabelfirst eine einheitliche Schicht von Traghorn vorfinden. Zur Schnabelbasis zu wandert der Tragzellenwulst langsam zur äußeren Coriumkante und kommt sogar in die Keimschicht der Mundhöhle zu liegen. Hier ist er etwas tiefer in das Corium versenkt. Wir sehen also, daß er in seinem Verlaufe ganz der Tragzellenleiste der übrigen Vögel entspricht. Ebenso finden wir auch eine Abnutzungskante des Traghornes.

Was nun das Deckhorn betrifft, so können wir hier sehr deutlich solches 1. und 2. Ordnung unterscheiden. Wir sehen, daß die Deckhornzellen 1. Ordnung in der Mitte über dem Schnabelfirst mehr in ihrer Fläche getroffen sind. Seitlich dagegen sind sie mit ihrer längsten Achse nach hinten gerichtet, so daß eine meißelförmige Anordnung zu erkennen ist. Nach außen wird das Deckhorn von einer Schicht Oberflächenhornes bedeckt, das auf Grund der Flußrichtung des Hornes noch vor dem inneren Deckhorn seine Bildungsstelle haben muß. Unter dem Deckhorn 1. Ordnung finden wir das aus schmalen Zellen bestehende Deckhorn 2. Ordnung. Diese Lage des Traghornes zu dem Deckhorn 2. und 1. Ordnung kommt auch auf Sagittalschnitten zum Ausdruck. Von außen nach innen folgen: Die auch hier bogenförmigen Deckhornblätter 1. Ordnung, dann die schmalen, mehr oder weniger senkrecht stehenden Deckhornzellen 2. Ordnung und schließlich die im Bogen liegenden Traghornzellen. Der Bogen der Traghornblätter ist auf Sagittalschnitten dem Bogen der Deckhornblätter entgegengesetzt gekrümmt, wie es ja auch auf dem Querschnitt der Fall ist. Zur Schnabelwurzel hin wandert die Bildungsstelle des Deckhornes 2. Ordnung immer mehr zur Kante. Zur Schnabelspitze zu wandert sie zum Schnabelfirst und verbindet sich mit der der gegenüberliegenden Seite, so daß wir hier eine einheitliche Lage von Deckhorn 2. Ordnung zwischen dem Traghorn und Deckhorn 1. Ordnung vorfinden.

Operationsversuch am Unterschnabel.

Zum Schluß möchte ich noch einen Versuch beschreiben, der meines Erachtens einen weiteren Beweis meiner Annahme über das Verhältnis von Trag- und Deckhorn erbringt.

Schnitt ich nämlich bei meinen Tuschemarkenversuchen etwas tiefer in das Schnabelhorn, so kam es meist an der Spitze des

Schnabels zu einer Loslösung des Deckhornes. Und zwar fiel das Deckhorn so ab, daß ein Teil des Traghornes noch über das stehengebliebene Deckhorn hinausragte. Ich hatte die Deckhornblätter durchschnitten und ihnen so den Zusammenhang mit dem zur Schnabelwurzel liegenden Deckhorn genommen. Daß aber das Traghorn noch ein Stück über das abgebrochene Deckhorn hinaus stehen blieb, zeigt uns, daß Trag- und Deckhorn zwei verschiedene Hornarten sind. An Hand von täglichen Messungen am Taubenschnabel — die Versuchsdauer betrug 4 Wochen — konnte ich die durchschnittliche Länge des Taubenschnabels ziemlich genau feststellen. Sie lag bei

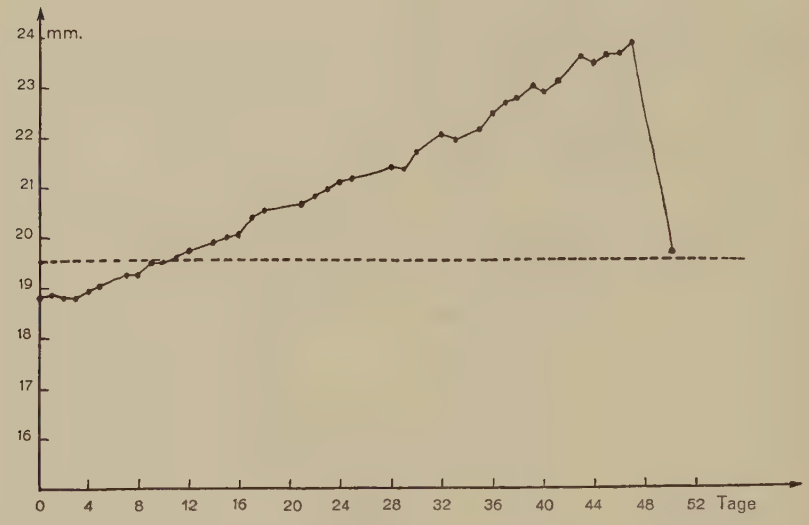


Fig. 44. Operationsversuch an der Taube.

19,56 mm (vgl. Kurvenblatt Fig. 44). Als nun einmal bei meinen Versuchen die Tuschemarke kurz vor der Schnabelspitze stand, brach letztere in der oben beschriebenen Weise ab. Ich operierte hierauf, nachdem sich auch das überstehende Traghorn abgenutzt hatte, den Unterschnabel in der Weise, daß ich an der Spitze und auch an den vorderen Kanten des Schnabels das Trag- und Deckhorn wegnahm. Die feinen Kapillaren der Coriumpapille waren gerade angeschnitten. Während der Versuchsdauer mußte das Trag- und Deckhorn des Unterschnabels dann fortlaufend in der angegebenen Weise weggenommen werden.

In 10 Tagen war die ursprüngliche Länge des Schnabels (19,56 mm) wieder erreicht. Wenn wir nun annehmen, daß das Traghorn des Oberschnabels nicht nur bei der Nahrungsaufnahme, sondern auch durch den Unterschnabel abgenutzt wird, so mußte der Oberschnabel über die normale Länge hinauswachsen.

Dieses war auch der Fall. Der Oberschnabel verlängerte sich in 37 Tagen um 4,34 mm über die normale Länge. Dieses bedeutet aber, daß einerseits das Traghorn des Oberschnabels als Stütze des Deckhornes stehen geblieben war, daß andererseits das Horn viel schneller gebildet wurde, als es dem Hornvorschub des Taubenschnabels entspricht. Der Schnabel verlängerte sich um 0,12 mm pro Tag, während der durchschnittliche Vorschub des Hornes 0,045 mm pro Tag betrug. Dieses schnellere Wachstum lag nun nicht daran, daß die Schnabelspitze abgebrochen war, denn an einem früheren Versuch konnte ich dabei keine Beschleunigung des Hornvorschubes beobachten. Ich konnte keine andere Erklärung hierfür finden, als daß der Schnabel durch die dickere Lage des nicht abgenutzten Traghornes und durch die damit verbundene Verlängerung der Schnabelspitze stärker beansprucht wurde als früher. Diese stärkere Beanspruchung hat dann auch einen stärkeren Hornvorschub zur Folge. Nach 37 Tagen brach die Spitze wohl durch zu starke Behinderung bei der Nahrungsaufnahme ab. Es war interessant, daß der Schnabel sich gerade bis zu der ursprünglichen Länge verkürzte.

Wenn auch diese letzte Erklärung des schnelleren Wachstumes nicht ganz sicher ist, so sehen wir doch aus diesem Versuch, welche Rolle das Traghorn bei der Schnabelabnutzung spielt. Es bildet die Stütze für das härtere Deckhorn, und mit ihrer Abnutzung ist die Schärfe der Schnabelkante auf das engste verbunden.

Zusammenfassung.

1. Mit der Beanspruchung des Schnabels wächst die Geschwindigkeit des Hornvorschubes.

2. Das Horn schiebt sich nach vorn und zur Schnabelkante. Es fließt nicht parallel zur Keimschicht, sondern schräg nach außen. Auf der ganzen Schnabeloberfläche wird Horn gebildet.

3. An der Schnabelbasis können wir eine Entwicklungsreihe von der einfachen Grubenbildung bis zu dem tief in das Corium versenkten Schnabelfalz feststellen.

4. Auf der Schnabelmitte sind die Basalzellen der Keimschicht zur Schnabelwurzel gerichtet.

5. An der Schnabelspitze und an der Schnabelkante bemerken wir eine Trennung in Trag- und Deckhorn und damit verbunden oft Trag- und Deckzelleisten.

6. Die Tragzelleisten der Schnabelkanten stoßen an der Spitze dorsal zusammen.

7. Das Deckhorn zerfällt meist in solches 1. und 2. Ordnung.

8. Das Deckhorn 1. Ordnung wird von den zum Schnabelfirst bzw. zur Schnabelwurzel gerichteten Basalzellen der Keimschicht geliefert.

9. Dadurch entstehen Deckhornblätter, die bogenförmig zur Schnabelwurzel gerichtet sind.

10. Das Deckhorn 2. Ordnung wird von Basalzellen der Keimschicht geliefert, die zur Schnabelspitze bzw. zur Schnabelkante gerichtet sind.

11. In der Mundhöhle unterscheiden wir eine Abnutzungskante des Traghornes, Kanten zum Festhalten und Entschälen der Nahrung, Kanten als Leitrinnen für Drüsensekrete und schließlich eine mittlere Abnutzungskante des Mundhöhlenhornes.

12. Im Spechtschnabel finden wir an der Schnabelwurzel eine strahlenförmige Lage der Hornzellen des Schnabelfirstes, auf der Schnabelmitte eine Rinnenbildung in der Keimschicht des Schnabelfirstes, an der Spitze eine meißelförmige Anordnung der Deckhornelemente.

13. Das Deckhorn 2. Ordnung ist im Unterschnabel des Spechtes sehr stark ausgebildet. Die Tragzelleisten sind in die Keimschicht versenkt.

14. Im Unterschnabel von Kanarienembryonen und von Embryonen von *Turdus merula* findet sich eine Anlage des Eizahnes.

15. Das Epitrichium bewirkt bei den von mir untersuchten Embryonen keine scharfen Schnabelränder.

16. Die Tragzellenleiste ist bei Embryonen stark aufgespalten.

17. Die Entwicklung der Spechte zeigt eine deutliche Anlage der Tragzellenleiste im Ober- wie im Unterschnabel.

18. Der Unterschnabel ist an der Abnutzung des Traghornes des Oberschnabels beteiligt.

Literaturverzeichnis.

Böker, H., 1922, Die Bedeutung der Überkreuzung der Schnabelspitzen bei der Gattung Loxia, in: Biol. Zentralbl., Vol. 42, p. 87—93.

v. Boetticher, H., 1928, Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Phylogenie des hornigen Vogelschnabelüberzuges, in: Jen. Ztschr. Naturwiss., Vol. 63, p. 455 bis 577.

Botezat, E., 1906, Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 84, p. 204—360.

Braun, M., 1882, Entwicklung des Wellenpapageis, in: Arb. Inst. Würzburg, Vol. 5, p. 161—341.

Bureau, L., 1877, Mue du bec des oiseaux, in: Bull. Soc. Zool. France, Vol. 2.

Carlsson, A., 1896, Über die Schmelzleiste bei Sterna hirundo, in: Anat. Anz., Vol. 12, p. 72—75.

Clara, M., 1925, Über den Bau des Schnabels der Waldschnepfe, in: Ztschr. mikr. anat. Forsch., Vol. 3, p. 1—108.

Drahn, F., 1927, Die Erweichung des Horns für histologische Zwecke, in: Berliner tierärztl. Wochenschr., Vol. 43, 14, p. 217—222.

Fraisse, P., 1880, Über Zähne bei Vögeln, in: Verh. Ges. Würzburg, p. 1—11.

Gardiner, E., 1885, Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums und zur Bildung des Vogelschnabels, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 24, p. 289—337.

Heinroth, M. u. O., 1924, Die Vögel Mitteleuropas, Berlin.

Ihde, 1912, Über angebliche Zahnanlagen bei Vögeln, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 79, p. 247—275.

Krause, R., 1922, Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen, in: Vögel u. Reptilien, Vol. 2, Berlin u. Leipzig.

Leydig, F., 1868, Über den Bau, insbesondere der Vater-Pacini'schen Körperchen des Schnabels der Waldschnepfe, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 4, p. 195—204.

Röse, C., 1892, Über die Zahnleisten und die Eischwiele der Sauropsiden, in: Anat. Anz., Vol. 7, p. 748—758.

Stresemann, E., 1929, Handbuch der Zoologie, Vol. 7, Aves, Berlin u. Leipzig.

Willink, Tjeenk, 1899, Over de Tandlijsten en de Eiwrat bij Vogels, 84 blz. 7. pl. Leiden.

—, 1900, Die Zahnleisten und die Eischwiele bei den Vögeln, in: Tijdschr. Nederl. dierk. Ver., Vol. 6, p. 234—253.

Erklärung der in den Figuren verwendeten Abkürzungen.

AK Abnutzungskante der Tragzellen
ä. TH äußeres Traghorn
ä. TL äußerer Zipfel der Tragzellenleiste
Ba Basalfeld
Bg Blutgefäß
bl. Z blaue Zellage
Co Corium
DH Deckhorn
DH^1 Deckhorn der Deckzellenleiste
DHI Deckhorn I. Ordnung
DHII Deckhorn II. Ordnung

DL Deckzellenleiste
d. St. g dorsales Stratum germinativum
d. Tz divergierende Tragzellen
d. Z divergierende Zellen
Ep Eponychium
Ept Epitrichium
Ez Eizahn
F Schnabelfalz
Fe Federanlage
f. K festes Kernstück
f. T frühere Tuscheeinschnittstelle
Gf Gefäßschlingen
G. K Gandry'sche Körperchen
HK Herbst'sche Körperchen
h. Z homogene Zellen des Epitrichiums
i. TH inneres Traghorn
i. TL innerer Zipfel der Tragzellenleiste
Kn Knochen
k. Sp künstlicher Spalt
MH Mundhöhlenhorn
MK mittlere Abnutzungskante
OH Oberflächenhorn
R Richtungsänderung der Basalzellen
R. Ez Rest des Eizahnes
Sp Schnabelspitze
St. c Stratum corneum
St. g Stratum germinativum
Sw Schnabelwall
T Tuscheeinschnitt.
TH Traghorn
TL Tragzellenleiste
VB Verbindungsstück der Tragzellenzipfel
v. St. g ventrales Stratum germinativum
W Weg des basalen Teiles des Einschnittes

Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany.

Lebenslauf.

Am 22./2. 1911 wurde ich, Manfred Lüdicke, als der Sohn des Bankbeamten Walter Lüdicke und seiner Ehefrau Elfriede Lüdicke, geb. Schauer, zu Berlin-Pankow geboren. Ich besuchte das hiesige Realgymnasium und bestand zu Ostern 1929 daselbst das Abiturientenexamen. Ich studierte dann anschließend an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin Naturwissenschaften (Biologie, Chemie, Physik). Meine Lehrer waren in der Zoologie die Herren Professoren: Hartmann, Hesse, Marcus, Zimmer. In Botanik hörte ich bei den Herren Professoren: Czaja, Diels, Kniep. In Chemie und Physik waren meine Lehrer die Herren Professoren: Freundlich, Schlenk und Nernst. Die Arbeit verfaßte ich unter der Anleitung meines hochverehrten Lehrers Herrn Professor Hesse.

Manfred Lüdicke.